QK
1
G28Z
BOT

ISSN 0016-5301

GAYANA BOTANICA

VOLUMEN 56 NUMERO 1 1999

UNIVERSIDAD DE CONCEPCION-CHILE

SMITHSONIAN
JUN 16 2000
LIBRARIES

GAYANA BOTANICA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRAFICAS
UNIVERSIDAD DE CONCEPCION
CHILE

La revista Gayana Botánica, dedicada al naturalista francés Claudio Gay (1800-1873), es el órgano oficial de Ediciones de la Universidad de Concepción, Chile, para la publicación de resultados de investigaciones originales en las áreas de la botánica. Su aparición es periódica, de un volumen anual compuesto por dos números. La revista recibe trabajos realizados por investigadores nacionales y extranjeros, elaborados según las normas establecidas para los autores. La recepción es permanente. Acepta trabajos escritos en español e inglés. La publicación en otros idiomas deberá ser consultada previamente al editor. Gayana Botánica recibe, además, libros para ser comentados y publica sin costo, luego de ser aceptados por el Comité Editor, comentarios de libros, comunicaciones de eventos científicos y obituarios.

DIRECTOR DE LA REVISTA
Andrés O. Angulo

REEMPLAZANTE DEL DIRECTOR
Oscar Matthei J.

REPRESENTANTE LEGAL
Sergio Lavanchy Merino

PROPIETARIO
Universidad de Concepción

DOMICILIO LEGAL
Víctor Lamas 1290, Concepción, Chile

Para las instrucciones a los autores, ver reglamento en Gayana Botánica 54(1), 1997.

Accredited with the International Association for Plant Taxonomy for the porpouse of registration of new names of vascular plant and fungi.

Indexada en: Biological Abstracts (BIOSIS, Philadelphia); CSA Biological Science (Cambridge Scientific Abstract); Kew Records (London); Botanico-Periodicum-Huntianum (Pittsburgh); Index to American Botanical Literature (Brittonia, New York); Current Advances in Plant Science (Amsterdam).

Subscripción anual: US$ 23.60 (dos volúmenes al año).

Homepage: http://www.udec.cl/~natur1/botanica/gayana/gayanbot.html

Diseño y diagramación
Maité Núñez R.

Editor Jefe
Roberto Rodríguez Ríos
Universidad de Concepción
Casilla 160 - C
Concepción, Chile
E-mail: rrodrigu@udec.cl

Editor Ejecutivo
Carlos M. Baeza Perry

Comité editorial

Miren Alberdi
Universidad Austral de Chile

Gregory Anderson
University of Connecticut

Sergio Avaria
Universidad de Valparaíso

Carlos Bicudo
Instituto de Botánica Sao Paulo

Luis Corcuera
Universidad de Concepción

Jorge Crisci
Universidad de La Plata

Daniel Crawford
The Ohio State University

Mariela Gonzalez
Universidad de Concepción

Julio Gutierrez
Universidad de La Serena

Jürke Grau
Ludwig-Maximilians Universität München

Mary T. Kalin Arroyo
Universidad de Chile

Gines Lopez
Real Jardín Botánico de Madrid

Christopher Lusk
Universidad de Concepción

Clodomiro Marticorena
Universidad de Concepción

Gloria Montenegro
Universidad Católica

Carlos Ramirez
Universidad Austral de Chile

Patricio Rivera R.
Universidad de Concepción

Claude Sastre
Museum National d'Histoire Naturelle París

Francisco Squeo
Universidad de La Serena

Tod F. Stuessy
Institut für Botanik der Universität Wien

Charlotte Taylor
Missouri Botanical Garden

Guillermo Tell
Universidad de Buenos Aires

Carolina Villagran
Universidad de Chile

ISSN 0016-5301

GAYANA BOTANICA

VOLUMEN 56 NUMERO 1 1999

CONTENTS

Invited article

Squeo, F.; N. Olivares, S. Olivares, A. Pollastri, E. Aguirre, R. Aravena, C. Jorquera & J. Ehleringer. Functional groups in north Chilean desert shrub species, based on the water sources used 1

Articles

Cavieres, L. & M.T.K. Arroyo. Experimental detection of genetic compatibility in the geophyte *Pasithea coerulea* (Ruiz et Pavón) D. Don (Liliaceae) 17

Fernandez, M.C. & M.S. Vigna. Taxonomical and ultraestructural aspects in *Oscillatoria acuta, O. animalis* and *O. proteus* (Cyanophyta, Hormogonales) 23

Arroyo, M.T.K. & A.M. Humaña. Breeding systems of two endemic rainforest species in Southern Chile: *Amomyrtus meli* (Phil.) Legr. et Kaus. (Myrtaceae) and *Luzuriaga polyphylla* (Hook.) Macbr. (Philesiaceae).....31

Izaguirre, I. & I. O'Farrell. Temporal fluctuation of phytoplanktonic chlorophyll *a* and primary production in a turbid floodplain lake of the river Paraná (Argentina).....39

Hauenstein, E.; M. Gonzalez, L. Leiva & L. Falcon. Macrophytes flora and bioindicators of the Budi lake (IX Región, Chile) 53

Short communications

Baeza, C.; R. Rodriguez, M. Hoeneisen & T. Stuessy. Anatomical considerations of the secondary wood of *Santalum fernandezianum* F. Phil. (Santalaceae), an extinct species of the Juan Fernández Islands, Chile. 63

San Martin, J. & U. Doll. New geographic locality for "raulí", *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst., Fagaceae, in the Coast Range, central Chile.....67

UNIVERSIDAD DE CONCEPCION-CHILE

ISSN 0016-5301

GAYANA BOTANICA

VOLUMEN 56 NUMERO 1 1999

CONTENIDO

Artículo invitado

SQUEO, F.; N. OLIVARES, S. OLIVARES, A. POLLASTRI, E. AGUIRRE, R. ARAVENA, C. JORQUERA & J. EHLERINGER. Grupos funcionales en arbustos desérticos del norte de Chile, definidos sobre la base de las fuentes de agua utilizadas.....1

Artículos

CAVIERES, L. & M.T.K. ARROYO. Detección experimental de compatibilidad genética en la geófita *Pasithea coerulea* (Ruiz et Pavón) D. Don (Liliaceae) 17

FERNANDEZ, M.C. & M.S. VIGNA. Aspectos taxonómicos y ultraestructurales en *Oscillatoria acuta, O. animalis* y *O. proteus* (Cyanophyta, Hormogonales) 23

ARROYO, M.T.K. & A.M. HUMAÑA. Sistema reproductivo de dos especies endémicas del bosque lluvioso del sur de Chile: *Amomyrtus meli* (Phil.) Legr. et Kaus. (Myrtaceae) y *Luzuriaga polyphylla* (Hook.) Macbr. (Philesiaceae) 31

IZAGUIRRE, I. & I. O'FARRELL. Fluctuaciones temporales de la clorofila *a* y de la producción primaria fitoplanctónica en una laguna turbia de la llanura de inundación del río Paraná (Argentina) 39

HAUENSTEIN, E.; M. GONZALEZ, L. LEIVA & L. FALCON. Flora de macrófitos y bioindicadores del lago Budi (IX Región, Chile).....53

Comunicaciones breves

BAEZA, C.; R. RODRIGUEZ, M. HOENEISEN & T. STUESSY. Consideraciones anatómicas del leño secundario de *Santalum fernandezianum* F. Phil. (Santalaceae), especie extinta del archipiélago de Juan Fernández, Chile 63

SAN MARTIN, J. & U. DOLL. Nueva localidad geográfica para "raulí", *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst., Fagaceae, en la Cordillera de la Costa de Chile central.....67

UNIVERSIDAD DE CONCEPCION-CHILE

"Los infinitos seres no podrán perfectamente conocerse sino luego que los sabios del país hagan un especial estudio de ellos".

Claudio Gay, Hist. de Chile (1847)

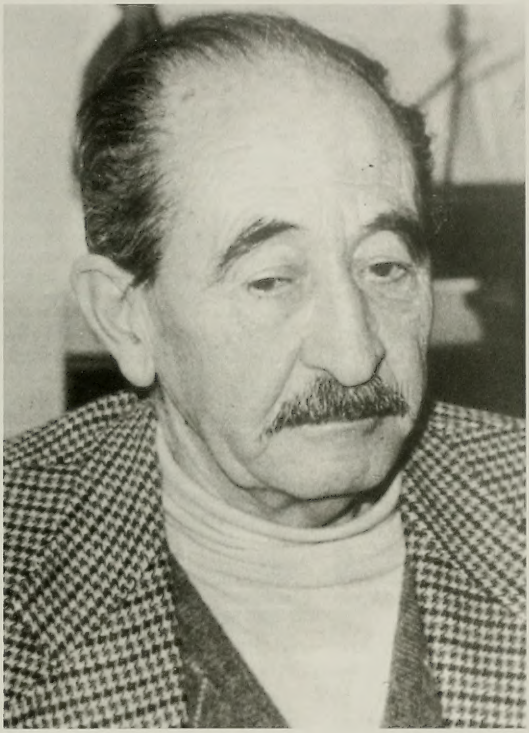
PORTADA: *Santalum fernandezianum* F. Phil., especie extinta del archipiélago de Juan Fernández, Chile. (C. Muñoz 1959. Sinopsis de la flora chilena. Claves para la identificación de familias y géneros. 840 pp., lám. clxxx.

ESTA REVISTA SE TERMINO DE IMPRIMIR
EL 30 DE JUNIO DE 1999
EN LOS TALLERES DE
IMPRESOS ANDALIEN,
ROZAS 1591, CONCEPCION, CHILE.
EL QUE SOLO ACTUA COMO IMPRESORA
PARA EDICIONES UNIVERSIDAD DE CONCEPCION

Nota del editor

Revista Gayana Botánica dedica este volumen a la memoria de **don Edmundo Enrique Pisano Valdés**, un enamorado de la Botánica y de su tierra magallánica (1919-1997).

El 29 de marzo de 1997 dejó de existir en la ciudad de Santiago don Edmundo Enrique Pisano Valdés, connotado botánico de nuestro país. Su legado es enorme. Escribió un gran número de publicaciones científicas, formó discípulos, creó un herbario completísimo de la flora de la XII Región, en fin, hizo escuela. Su quehacer científico y humano traspasó nuestras fronteras. Su partida nos ha dejado un sabor muy amargo, sin embargo, sus semillas ya están sembradas y muchas de ellas seguirán por su misma senda, sueño a veces inalcanzable, realidad eterna para don Edmundo.



A partir del volumen 56(1) de la revista Gayana Botánica se incluirán, además de los artículos tradicionales, artículos de especialistas invitados y comunicaciones breves. Con esto, se busca ampliar los horizontes de la revista como también posibilitar la publicación de información puntual relevante.

Gayana Bot. 56(1): 1-15, 1999. Artículo invitado. ISSN 0016-5301

GRUPOS FUNCIONALES EN ARBUSTOS DESERTICOS DEL NORTE DE CHILE, DEFINIDOS SOBRE LA BASE DE LAS FUENTES DE AGUA UTILIZADAS*

FUNCTIONAL GROUPS IN NORTH CHILEAN DESERT SHRUB SPECIES, BASED ON THE WATER SOURCES USED

Francisco A. Squeo[1], Nancy Olivares[1,2], Sandra Olivares[1], Alberto Pollastri[3], Evelyn Aguirre[3], Ramón Aravena[4], Carmen Jorquera[1] y James R. Ehleringer[5]

RESUMEN

La productividad primaria y la estructura de la vegetación en ecosistemas áridos están determinadas por la disponibilidad de agua. En un estudio realizado en el secano costero del norte-centro de Chile (29°43'S; 71°14'O, 300 m) se compararon los mecanismos de utilización de distintas fuentes de agua por las especies arbustivas, en dos años con precipitaciones contrastantes. Se entregan antecedentes de estudios fenológicos, de arquitectura radicular y de las fuentes de agua utilizadas por arbustos mediante el uso de isótopos estables. Se reconocen 6 grupos funcionales basados en la obtención y utilización del agua. Los grupos funcionales fueron definidos en base a su hábito (deciduo y siempre-verdes), sus sistemas radiculares (superficial, dimórfico o profundo) y a la capacidad de utilizar distintas fuentes de agua (superficial y/o profunda). Debido al impacto diferencial sobre los distintos grupos funcionales, se postula que el sobre pastoreo con caprinos resultaría en una menor utilización de aguas superficiales. Un plan de manejo y/o restauración debería maximizar la utilización de todas las fuentes de agua disponibles para recuperar la productividad primaria y la estabilidad del sistema.

PALABRAS CLAVES: Fuentes de agua, proporción de isótopos estables, δ^2H, $\delta^{18}O$, zonas áridas, relaciones hídricas, fenología, sistema radicular, Desierto de Atacama, Chile.

ABSTRACT

Primary productivity and vegetation structure in arid ecosystems are determined by water availability. In studies conducted in the coastal dryland of north-central Chile (29°43'S; 71°14'O, 300 m), the mechanisms to use different water sources by shrubs species, in two contrasting rainfall years were compared. Information on phenological studies, root architecture and water sources used by shrubs through the use of stable isotopes is are discussed. Six functional groups based on water uptake and water use are recognized. The functional groups were defined based on their habits (deciduous and evergreen), their root systems (shallow, dimorphic and deep), and their ability to use different water sources (surficial and/or deep). Because of the differential impact of the goat overgrazing on different functional groups, this would result on a lower utilization of surficial waters. A management and/or restoration plan should maximize the use of all water sources available to recover the primary productivity and the system stability.

KEYWORDS: Water sources, stable isotope ratio, δ^2H, $\delta^{18}O$, arid zone, water relations, phenology, root system, Atacama Desert, Chile.

INTRODUCCION

La definición de grupos funcionales provee una herramienta efectiva para analizar la diversidad de respuestas ecofisiológicas en los ecosistemas naturales (Chapin, 1993; Körner, 1993; Larcher, 1995; Lambers *et al.*, 1998). Originalmente, un "grupo funcional" fue definido como un conjunto de especies que cumplen un mismo rol funcional en el ecosistema (Cummins, 1974; MacMahon *et al.*, 1981; Hawkins *et al.*, 1989). Sin embargo, con el tiempo se ha utilizado como sinónimo de gremio

* Investigación Financiada por el Proyecto FONDECYT N° 1960037.

[1] Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, Casilla 599, La Serena, Chile. E-Mail: fsqueo@elqui.cic.userena.cl

[2] Programa de Magister en Ciencias Biológicas c/m Ecología de Zonas Aridas, Universidad de La Serena.

[3] Comisión Chilena de Energía Nuclear.

[4] University of Waterloo, Canadá.

[5] University of Utah, USA.

(sensu Root, 1967), al incorporar en la definición la forma en que se utilizan los recursos (Mengue *et al.*, 1986). Root (1967) define "gremio" como "un grupo de especies que explotan la misma clase de recurso ambiental de una manera similar". Simberloff & Dayan (1991) plantean que el estudio de grupos de especies que utilizan recursos similares de una manera similar, independientemente de como se llamen, ayudará a resolver la pregunta de cómo las interacciones interespecíficas conducen la coevolución en la naturaleza. A pesar de que se requiere de una evaluación crítica del significado de cada característica que se considera con relevancia ecológica para la existencia de una planta en un ambiente particular, es posible distingir tipos funcionales ecofisiológicamente diferentes (Körner, 1993; Larcher, 1995). Los esquemas de estrategias ecológicas / fisiológicas (por ejemplo: formas de vida (sensu Raunkiaer, 1934); triángulo de competencia - estrés - perturbación (Grime, 1977); formas de crecimiento (Chapin, 1993; Larcher, 1995); tipos funcionales de economía hídrica (Larcher, 1995) permiten describir el funcionamiento del componente biológico del ecosistema en términos de un número limitado de grupos funcionales, y de esta forma facilitar su análisis (Lambers *et al.*, 1998).

El agua es el recurso más importante que influencia la productividad primaria y la estructura de la vegetación en ecosistemas áridos (Whittaker & Niering, 1975; Hadley & Szarek, 1981; Ehleringer & Mooney, 1983; Smith & Nobel, 1986; Polis, 1991; Gutiérrez, 1993; Squeo *et al.*, 1994b, 1998; Reynolds *et al.*, 1999). Sin embargo, las especies pueden responder diferencialmente a los eventos de precipitación (Ehleringer *et al.*, 1991). Especies con diferentes formas de vida aparentemente difieren en su capacidad de utilizar ciertos eventos de precipitación. Mientras los arbustos leñosos con raíces profundas presentan baja habilidad para utilizar agua desde las capas superficiales del suelo, muchas especies herbáceas pueden usar esta fuente de humedad para su crecimiento y reproducción (Ehleringer *et al.*, 1991). La disponibilidad de agua afecta directamente las características del intercambio de gases y la productividad, la interacción entre las especies y la estructura de la comunidad (Barbour, 1969; Mooney *et al.*, 1974; Ackerman, 1979; Hadley & Szarek, 1981; Ehleringer & Mooney, 1983; Arroyo *et al.*, 1988, 1993; Osmond *et al.*, 1990; Chapin, 1993; Squeo *et al.*, 1994a).

La baja productividad del recurso forrajero, a consecuencia de la escasez de agua, es reconocida como uno de los factores más importantes que limita la producción de los caprinos en el norte chico de Chile, principal fuente de proteína animal y recurso económico con que cuentan sus comunidades agrícolas (Meneses, 1991, 1993; Meneses *et al.*, 1990). Por lo tanto, el conocimiento de la fuente de agua que utilizan los arbustos nativos es fundamental para los planes de restauración / incremento de la productividad del secano costero de la región. El aumento de la productividad vegetal en estos sectores depende, en parte, de optimizar la utilización de las fuentes de aguas disponibles (aguas subterráneas, neblina, precipitaciones). El cambio en la composición y abundancia de especies vegetales a consecuencia del sobre pastoreo y extracción de leña, probablemente ha resultado en una menor capacidad de captura de agua para la producción de materia seca. Una reducción en la cobertura de arbustos puede significar, además, una menor infiltración de agua y capacidad de colecta de neblinas, incremento en la tasa de evaporación y lavado de nutrientes, etc. (Keeley & Johnson, 1977; Jaksic & Montenegro, 1979; Gutiérrez *et al.*, 1992).

El objetivo de este trabajo es definir grupos funcionales en base a comparar los mecanismos de utilización de distintas fuentes de agua que presentan las especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile. Los antecedentes que se entregan en este trabajo incluyen información publicada o en preparación referente a estudios fenológicos (Olivares & Squeo, 1999); arquitectura radicular (Olivares *et al.*, 1998, Olivares *et al.*, en preparación) y fuentes de agua utilizadas por arbustos mediante el uso de isótopos estables (Squeo *et al.*, en preparación).

Sitio de estudio

Los estudios han sido realizados en la Quebrada El Romeral, ubicada a 29°43'S y 71°15'O, 300 ms.n.m., a 21 km al norte de la ciudad de La Serena (Fig. 1).

Clima

La Quebrada El Romeral se ubica dentro de la región climática tipo mediterráneo-árido con influencia de neblinas. La precipitación promedio

anual de los últimos 16 años en La Serena bordea los 90 mm (Fig. 2). Durante este período son frecuentes los años con precipitaciones inferiores a los 50 mm (años secos) en comparación a los escasos años lluviosos (con precipitaciones por sobre los 200 mm). Estos últimos se encuentran asociados a ENSO (El Niño Southern Oscillation) (Maya & Arriaga, 1996; Jorquera *et al.*, en preparación).

Antecedentes de este siglo muestran que la precipitación en La Serena, calculada como la media móvil de 30 años, ha caído desde valores promedio cercanos a los 170 mm a principios de siglo hasta 77 mm en la actualidad (Fig. 3). La precipitación media histórica para La Serena es de 114,4 mm. Mientras la precipitación se concentra en los meses de invierno, el aporte de agua por neblina se hace más importante en invierno-primavera (Jorquera *et al.*, en preparación). Las temperaturas promedio mensuales fluctúan entre los 12,4°C y 21,7°C. Las temperaturas absolutas varían entre los 4,4°C y 30,2°C. La humedad relativa promedio mensual varía entre 70 y 80%.

VEGETACION

La cobertura vegetal de especies arbustivas en la Quebrada El Romeral varía entre un 20 y 30%, con cambios en las especies dominantes (Squeo *et. al.*, 1990). En las planicies del sitio de estudio, la especie dominante es *Haplopappus parvifolius*, seguida de *Senna cumingii* y *Pleocarphus revolutus*. En las quebradas, las especies dominantes más importantes son *Pleocarphus revolutus* y *Senna cumingii*. En las laderas de exposición norte dominan *Heliotropium stenophyllum*, *Haplopappus parvifolius*, *Opuntia miquelii* y *Cordia decandra*, mientras que en las laderas de exposición sur, las especies dominantes son *Haplopappus parvifolius*, *Balbisia peduncularis*, *Proustia cuneifolia* y *Baccharis paniculata*.

RESPUESTAS FENOLOGICAS

Las especies arbustivas estudiadas por Olivares y Squeo (1999) pueden agruparse básicamente en dos grupos funcionales respecto a su similitud temporal en el crecimiento vegetativo. En este estudio fenológico de dos años de duración (1996, pp=46,6 mm; 1997, pp=233,4 mm) se separan claramente las 5 especies siempre verdes (incluyendo a *Senna cumingii*, potencialmente considerada decidua de sequía extrema) de las restantes especies deciduas (Fig. 4). Dentro de las especies deciduas, 8 de las 9 especies estudiadas por Olivares y Squeo (1999) iniciaron su actividad vegetativa en forma sincrónica, luego de las primeras precipitaciones invernales, y presentaron una actividad vegetativa de mayor magnitud y duración luego de un invierno lluvioso, indicando su mayor dependencia de las precipitaciones.

El agua es uno de los factores abióticos más importantes en el crecimiento de la planta y el inicio de las fenofases (Beatley, 1974; Kemp, 1983; Kramer & Boyer, 1995). En el ecosistema desértico costero del norte-centro de Chile, las precipitaciones se concentran en los meses de invierno, generando condiciones favorables para desarrollar los procesos reproductivos (Mooney *et al.*, 1974). La precipitación de invierno es el mejor predictor de germinación masiva en el desierto costero del norte-centro de Chile (Vidiella, 1992). A los 30°S, la cantidad total de precipitación se encuentra sobre el umbral mínimo de germinación una vez cada dos años, y a los 27°S una vez cada cinco años. Squeo *et al.* (1994b) muestran que la forma de crecimiento de *Encelia canescens* y la magnitud del crecimiento se correlacionan positivamente con las precipitaciones ocurridas en un gradiente de aridez en el norte-centro de Chile.

En otras regiones desérticas, las precipitaciones también son un factor que regula el crecimiento y los eventos reproductivos (Beatley, 1974; Kemp, 1983; Ghazanfar, 1997; Keya, 1997, 1998). Según Beatley (1974) los eventos fenológicos y la mayoría de los fenómenos biológicos en el Desierto de Mojave son indirecta o directamente dependientes de las precipitaciones, usualmente gatillados por lluvias mayores a 25 mm. Para una comunidad de arbustos desérticos del noroeste de México, Maya y Arriaga (1996) muestran que las especies se pueden agrupar de acuerdo a su producción de estructuras vegetativas en relación a la disponibilidad de agua, y que éstas a su vez son afectadas diferencialmente por años excepcionalmente húmedos asociados a ENSO. En el Desierto de Omán, el inicio y la duración del crecimiento y la floración en todos los grupos funcionales están también correlacionados con la ocurrencia y la magnitud de las precipitaciones (Ghazanfar, 1997).

En nuestro sistema, la primera lluvia invernal

significativa sincroniza el inicio del crecimiento, lo que se traduce en una alta similitud de las fenofases vegetativas entre las especies. Sin embargo, a medida que avanza la estación de crecimiento, las fenofases reproductivas son cada vez más disímiles. Este resultado sugiere una menor influencia de las precipitaciones en determinar las fenofases de floración y fructificación. Sobre estas fenofases podrían haber actuado otros factores selectivos adicionales (e.g., depredación, polinización, dispersión, competencia interespecífica, temperaturas extremas, sequía) (Arroyo *et al.*, 1981, 1985, 1988; Rathcke & Lacey, 1985; Herrera, 1986; Rozzi *et al.*, 1989; Jones, 1992; Kramer & Boyer, 1995; Willson *et al.*, 1995; Notzold *et al.*, 1998). En un estudio demográfico inferido a partir de anillos de crecimiento, realizado por Milton *et al.* (1997) en el desierto de Koroo en Sudáfrica, se mostró que las precipitaciones explicaban sólo el 33% de la variación en reclutamiento. Estos autores sugieren que otros factores, como la reducción de competencia por sequía o pastoreo, podrían tener una gran influencia en los patrones de reclutamiento.

Arquitectura radicular

Los arbustos estudiados presentan cuatro arquitecturas radiculares básicas: sistema radicular superficial, superficial suculento, dimórfico y profundo (Fig. 5, Olivares *et al.*, 1998). Una interpretación parsimoniosa de estos patrones sugiere que las especies con sistema radicular profundo utilizarían primariamente agua subterránea, las especies con sistema radicular superficial utilizan el agua de las precipitaciones, mientras que las con sistema radicular dimórfico tendrían acceso a ambas fuentes de agua. Las especies con sistema radicular superficial suculento, junto con utilizar las precipitaciones, tienen la capacidad de almacenar el agua en sus tejidos.

La mayoría de las especies caducifolias poseen un sistema radicular superficial o dimórfico, teniendo potencialmente acceso a una fuente de agua superficial. Por otro lado, las especies perennifolias poseen arquitecturas radiculares superficial, dimórfica o profunda (Olivares *et al.*, en preparación). Nuestros resultados indican que, independiente de la arquitectura radicular, todas las especies presentaron la mayor actividad vegetativa en los meses de invierno-primavera, y los mínimos a fines de verano y otoño. Adicionalmente, luego de un invierno lluvioso, todas las especies presentaron una mayor duración de la estación de crecimiento.

Estudios de excavación de plantas de desierto han mostrado que las raíces pueden ocupar probablemente todas las zonas del suelo que son anualmente recargadas con agua, que unas pocas penetran hasta el nivel freático, y que las raíces de las plantas anuales están limitadas a la capa superior del suelo (Cannon, 1911; Forseth *et al.*, 1984; Cody, 1986; Manning & Barbour, 1988; Manning & Groenveld, 1989). Sin embargo, otros autores (e.g. Drew, 1979; MacMahon & Schimpf, 1981) sugieren que la excavación de raíces *per se* ha contribuido muy poco al entendimiento de las fuentes de agua utilizadas por diferentes especies. El hecho que la mayoría de la biomasa radicular se localice en las capas superiores del suelo no significa que todas esas raíces están funcionalmente activas para absorber agua o que el agua siempre es extraída de esa zona. Por ejemplo, la mayoría de las raíces de *Artemisia tridentata* están localizadas a menos de un metro de profundidad, sin embargo raíces profundas (> 3 m) y de pequeño diámetro, son importantes para la absorción de agua durante los meses de verano (Caldwell & Richards, 1989; Caldwell, 1990). Esto puede significar que raíces de diferentes profundidades poseen diferentes propósitos funcionales, por ejemplo, las raíces profundas podrían ser primariamente para la absorción de agua, mientras que las raíces superficiales servirían para la absorción de nutrientes.

Las fuentes de agua de las plantas de desierto

Las especies vegetales en los ecosistemas áridos son sensibles a eventos episódicos (1-10 años) tales como prolongados períodos de sequía o inusuales períodos de alta precipitación, los que pueden resultar en importantes cambios fisiológicos y dramáticas modificaciones en la composición de la comunidad (Stockton & Meko, 1975; MacMahon & Schimpf, 1981; Vidiella & Armesto, 1989; Turner, 1990; Vidiella, 1992; Armesto & Vidiella, 1993). La sobrevivencia de las especies perennes durante prolongados períodos de sequía es producto de la habilidad de las raíces para adquirir el agua remanente en el suelo y de la habilidad de la parte aérea de tolerar estrés hídrico (MacMahon & Schimpf, 1981; Ehleringer, 1985; Smith & Nowak, 1990). Con una variación interanual aparentemente menor, la

neblina costera es potencialmente una importante fuente adicional de agua para las especies herbáceas y leñosas de estos ambientes, que adicionalmente modera las temperaturas y disminuye el déficit de presión de vapor y consecuentemente la tasa de transpiración (Mooney *et al.*, 1980; Aravena & Acevedo, 1985; Aravena *et al.*, 1989; Ingraham & Matthews, 1990; Rundel *et al.*, 1991; Vidiella, 1992; Arroyo *et al.*, 1993; Gutiérrez, 1993; Dawson, 1998). Adicionalmente, en algunos ecosistemas de desierto costero, agua proveniente de la neblina puede infiltrar en el suelo y recargar el sistema de agua subterránea (Clark *et al.*, 1987; Ingraham & Matthews, 1990). El agua subterránea es también una potencial fuente de aguas para especies con sistemas radiculares profundos. Por ejemplo, en un trabajo pionero en Chile, Aravena y Acevedo (1985) mostraron que *Prosopis tamarugo* en la Pampa del Tamarugal estaba utilizando sólo agua subterránea. A pesar de esta información, la importancia relativa de cada fuente de agua a nivel comunitario es virtualmente desconocida.

En la Quebrada El Romeral, las potenciales fuentes de agua para las plantas son las lluvias invernales, las neblinas y el agua presente en el suelo profundo y/o de agua subterránea (Squeo *et al.*, en preparación). La composición de isótopos estables de hidrógeno y oxígeno en el agua provee una herramienta útil para determinar las fuentes de agua utilizadas por las plantas (Ehleringer & Dawson, 1992). En el trabajo de Aravena y Acevedo (1985) las ramas de *P. tamarugo* tenían un valor de δ^2H = -60‰, muy cercano al del agua subterránea (-62‰), y distante del agua atmosférica (-106‰) y del suelo (-52‰).

Nuestros datos de Quebrada El Romeral (1996 - 1998) muestran que la neblina tiene un δ^2H que oscila entre los -2‰ y -18‰, con un promedio de -11‰. La lluvia puede ser dividida en dos grupos, las más débiles con δ^2H generalmente cercanos a -25‰, y las más importantes cercanas a -42‰. El agua subterránea también puede ser dividida en dos grupos, las obtenidas de los pozos situados hacia tierra adentro (Quebrada El Romeral, entre -37‰ y -46‰, promedio -41‰); y las más cercanas a la costa con δ^2H que oscilan entre los -92‰ en los años secos y los -81‰ luego de un invierno lluvioso, indicando mezcla de aguas de dos orígenes distintos. La principal fuente de agua de los pozos cercanos a la costa son de origen cordillerano (i.e., el agua subterránea del acuífero del Río Elqui tiene un δ^2H= -101‰), y contribuye en distintos porcentajes al agua proveniente de la Quebrada El Romeral (-41‰). Dada su composición isotópica, el acuífero de Quebrada El Romeral sería recargado por las grandes precipitaciones que ocurren asociadas a los eventos ENSO. En nuestro sistema, las aguas provenientes de las neblinas o de las lluvias someras parecen no tener influencia en estos acuíferos. Resultados similares fueron encontrados en el agua subterránea de dos localidades costero-montañosas cercanas al sitio de estudio, El Tofo (δ^2H=–33‰) y Fray Jorge (δ^2H=–30‰). El bajo contenido de tritio en el agua subterránea de Fray Jorge y de Quebrada El Romeral indica que su tiempo de permanencia en el acuífero es mayor a 35 años (Aravena *et al.*, 1989; Jorquera *et al.*, en preparación).

Los contenidos isotópicos del agua extraída de tallos de 14 especies arbustivas que habitan en fondo de quebrada muestran el uso directo de dos fuentes de agua: las primeras asociadas a un estrato superficial no superior a los 50 cm de profundidad (zona del suelo recargada directamente por las precipitaciones) y otras a un estrato más profundo que se asocia a aguas más profundas y/o subterráneas (Tabla I). Esta tendencia se mantiene en los años secos (1994-1996, pp < 50mm), sin embargo, en un año inusualmente lluvioso asociado a un evento ENSO (1997, 233 mm), todas las especies son capaces de utilizar directamente el agua de lluvia (Squeo *et al.*, en preparación). Esta respuesta oportunista en años lluviosos de las especies leñosas independiente de su hábito y/o sistema radicular también ha sido documentada en otras comunidades desérticas (e.g., Reynolds *et al.*, 1999). Por último, en nuestros datos no se evidencia una contribución directa del agua proveniente de las neblinas al agua que es transpirada por las plantas.

Para un desierto frío al sur de Utah, Ehleringer *et al.* (1991) mostraron que todas las especies perennes (herbáceas, leñosas y suculentas) utilizaban el agua caída durante el invierno. Sin embargo, durante el verano sólo las especies anuales y suculentas de la comunidad respondieron y utilizaron exclusivamente las precipitaciones de verano. Las especies perennes herbáceas y leñosas usaron diferentes mezclas de aguas caídas en verano e invierno (las perennes herbáceas usaron un 91% de las lluvias de verano y las leñosas un 57%).

Basados en estos datos, Ehleringer *et al.* (1991) postularon que los cambios en la precipitación de verano, predichos por los modelos de cambio climático global, resultarían en un incremento paulatino en la frecuencia de las especies perennes herbáceas y suculentas, mientras que la frecuencia de las especies leñosas podría disminuir.

También se han documentado cambios estacionales de las fuentes de agua que utilizan especies leñosas en otras comunidades (por ejemplo, *Pinus edulis*, *Juniperus osteosperma*, *Artemisia tridentata*, *Ambrosia dumosa*, *Encelia farinosa* en Norte América,y *Pistacia lentiscus*, *Phyllirea angustifolia*, *Quercus ilex* en Europa), otras especies no utilizan las lluvias de verano, siendo capaces de obtener el agua desde niveles más profundos del suelo (por ejemplo, *Chrysothamnus nauseosus*, *Acacia greggii*, *Cercidium floridum*, *Chilopsis linearis*, *Ephedra viridis* en Norte América y *Q. pubescens*, *Q. cerris* en Europa) (Ehleringer & Cook, 1991; Flanagan & Ehleringer, 1991; Flanagan *et al.*, 1992; Valentini *et al.*, 1992).

Gregg (1991) entregó evidencias de una variación clinal en la capacidad de respuesta a las lluvias de verano en una especie arbórea. A lo largo de un gradiente geográfico, donde la fracción de precipitación de verano varía entre el 18% y el 40%, Gregg (1991) observó que los árboles de *Juniperus osteosperma* responden a la lluvia de verano sólo en los sitios con considerable precipitación de verano. No es sorprendente que exista una variación ecotípica en la estructura de la raíz a lo largo de un gradiente geográfico, pero es poco usual la sugerencia sobre la falta de una respuesta inducida por las lluvias de verano en esos árboles de zonas áridas (Gibson & Nobel, 1986).

Levantamiento hidraulico

El levantamiento hidráulico se refiere a la redistribución de agua realizada a través de los sistemas radiculares desde las capas profundas hacia los niveles más secos cercanos a la superficie del suelo (Richards & Caldwell, 1987). En la actualidad existe evidencia de levantamiento hidráulico en más de 30 especies (Caldwell *et al.*, 1998). Este proceso puede mejorar significativamente el estado hídrico y nutricional de la planta, así como puede proveer beneficios a sus vecinos (Caldwell & Richarson, 1989; Caldwell, 1990; Dawson, 1996; Dawson & Pate, 1996; Caldwell *et al.*, 1998). Entre las ventajas del levantamiento hidráulico se encuentran el proveer humedad a las capas superiores del suelo, lo que facilita la actividad y sobrevivencia de un sistema radicular fino superficial, así como un mejoramiento a condiciones biogeoquímicas que estimulan los procesos microbianos y la biodisponibilidad de nutrientes (Caldwell *et al.*, 1998). Por otro lado, Burgess *et al.* (1998) demostraron recientemente que el agua caída durante la estación lluviosa puede ser transportada por las raíces desde la superficie húmeda hacia los horizontes más profundos, fenómeno conocido como levantamiento hidráulico reverso. En nuestro sitio de estudio, dos especies muestran evidencia indirecta de levantamiento hidráulico, ambas especies son siempre verdes y con sistemas radiculares dimórficos. Durante las excavaciones de los sistemas radiculares de *Pleocarphus revolutus* y *Senna cumingii* se encontraron a profundidades intermedias (i.e., 30-120 cm) estratos con mayor contenido gravimétrico de agua (4-5%), los que coincidían con la ramificación lateral de estos sistemas radiculares. Por sobre y bajo estos estratos, el suelo tenía mucho menor contenido de agua (ca. 1%). No descartamos que otras de las especies estudiadas presenten este fenómeno.

Grupos funcionales

Puesto que el agua es el principal factor limitante de la productividad primaria en ecosistemas, es posible postular una mayor productividad en condiciones de mayor diversidad de grupos funcionales basados en la obtención y utilización de este recurso limitante, tal como lo plantea Tilman *et al.* (1996, 1997). Por otro lado, una mayor estabilidad del ecosistema se produciría en condiciones de mayor redundancia de especies dentro de cada grupo funcional (Naeem & Li, 1997). En nuestro sistema, los grupos funcionales pueden ser definidos en base a su hábito (caducifolio y perennifolio), sus sistemas radiculares (superficial, dimórfico o profundo) y en la capacidad de utilizar distintas fuentes de agua (superficial y/o profundo). Basados en estos aspectos, en el sistema estudiado se pueden reconocer 6 grupos funcionales básicos (Tabla I).

Entre las especies arbustivas perennifolias se encuentran:

a) especies con sistema radicular profundo capaces de utilizar agua profunda. En este caso se encuentra *Haplopappus parvifolius*, especie

que es dominante en los llanos, y co-dominante en los fondos de quebrada.
b) especies con sistema radicular dimórfico, capaces de utilizar ambas fuentes de agua, y potencialmente realizar levantamiento hidráulico, re-movilizando agua subterránea hacia las capas más superficiales del suelo.
c) especies con sistema radicular superficial, capaces de explotar intensivamente los estratos superficiales e intermedios del suelo.

Entre las especies de arbustos caducifolios se presentan:
d) especies con sistema radicular superficial utilizan sólo agua proveniente de las precipitaciones invernales desde las capas superficiales del suelo.
e) especies con sistema radicular superficial suculento, capaces de utilizar y almacenar en sus tejidos el agua desde las capas superficiales del suelo.
f) especies con sistema radicular dimórfico y/o profundo, que utilizan ambas fuentes de agua, dependiendo de su disponibilidad.

Implicancias para planes de manejo y restauración ecológica.

Entre las causas de la pérdida de productividad primaria en el norte-centro de Chile están el sobre pastoreo y la extracción de leña, los que habrían provocado un cambio en la composición y abundancia de especies, y una reducción potencial de la cobertura arbustiva (Squeo *et al.*, 1990).

Las especies arbustivas consumidas por el ganado caprino pertenecen a los grupos funcionales de las caducifolias con sistema radicular superficial (e.g., *Bridgesia incisifolia*), superficial suculento (e.g., *Oxalis gigantea*) y dimórfico (e.g., *Balbisia peduncularis* y *Flourensia thurifera*), y en menor medida a las perennifolias con sistema radicular superficial (e.g., *Ephedra chilensis*). En el otro extremo, las especies no palatables integran a perennifolias y caducifolias con sistema radicular dimórfico o profundo. En consecuencia, el sobre pastoreo podría resultar en una menor utilización de aguas superficiales. Esta misma tendencia se observa en otras comunidades vegetales de zonas áridas. Agnew (1997) indica que el sobre pastoreo disminuye la cobertura de gramíneas, grupo funcional con sistema radicular superficial, reduciéndose de esta forma la capacidad de utilizar pequeños pulsos de precipitación.

En ausencia casi completa de especies arbóreas en este sistema, la extracción de leña se concentra en arbustos leñosos con madera dura. Entre las especies estudiadas más utilizadas para leña se encuentran *Cordia decandra* (caducifolia, superficial) y *Ephedra chilensis* (perennifolia, superficial).

Un plan de manejo y/o restauración debería tender a maximizar la utilización de todas las fuentes de agua disponibles para recuperar la productividad primaria y la estabilidad del sistema. Esto se lograría a través de reforzar los grupos funcionales más afectados, y a las especies facilitadoras (e.g., que presentan levantamiento hidráulico, fijadoras de nitrógeno). Estos planes deben considerar además el escenario futuro, que incluye aspectos tan disímiles como las tendencias climáticas (e.g., disminución de las precipitaciones) y cambios socio culturales (e.g., promoción de la crianza intensiva del ganado caprino en vez de extensiva).

INTERACCIONES INTER ESPECIFICAS

Para entender la dinámica de una comunidad vegetal se requiere profundizar en el conocimiento de cada grupo funcional y de sus interacciones. Suponemos que las interacciones ecológicas entre especies de un mismo grupo funcional definido en base al mecanismo de adquición y uso de un recurso limitante (por ejemplo, agua, nutrientes) deberían ser más estrechas que entre especies de diferente grupo funcional. Sin embargo, fenómenos como el levantamiento hidráulico podrían resultar en interacciones de facilitación entre especies de distintos grupos funcionales.

La variación inter anual en las precipitaciones, una característica intrínseca de los sistemas desérticos, establece otra fuente de variación a las presiones selectivas que están operando. Briones *et al.* (1998) mostraron que la intensidad de la competencia inter específica por agua depende de la disponibilidad de agua en el suelo. Especies de tres grupos funcionales del Desierto de Chihuahua no compiten por agua en años con baja precipitación, sin embargo aparecen interacciones negativas luego de lluvias intensas (Briones *et al.*, 1998).

Un reto adicional al estudio de las interacciones entre y dentro de grupos funcionales en los ámbitos de la co evolución y la dinámica de los ecosistemas desérticos lo imponen las rápidas fluctuaciones climáticas en el contexto del cambio global. Una pregunta abierta que habría que evaluar en términos

de composición de especies y productividad primaria, es cuáles serán las consecuencias a nivel comunitario en el largo plazo de la disminución paulatina de la precipitación en el centro-norte de Chile.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro sincero agradecimiento a los que colaboraron en este trabajo, en especial a Edmund Grote y Nelson Hichins por su apoyo en el trabajo de terreno y laboratorio, y a los Sres. Vasco Larraechea, Mario Rojo, Herman Argandoña y al personal de la Compañía Minera del Pacífico (CMP) por el apoyo logístico. Nuestro agradecimiento al Dr. Julio Gutiérrez por sus valiosos comentarios. Este estudio fue financiado por el proyecto FONDECYT Nº1960037 y CMP. La coautora N. Olivares tuvo una beca de estudios de Postgrado de la Compañía Minera del Pacífico.

REFERENCIAS

ACKERMAN, T.L. 1979. Germination and survival of perennial plant species in the Mojave Desert. The SouthW. Naturalist. 24: 399-408.

AGNEW, A.D.Q. 1997. Switches, pulses and grazing in arid vegetation. J. Arid. Environm. 37: 609-617.

ARAVENA, R. & E. ACEVEDO 1985. The use of environmental isotopes oxygen-18 and deuterium in the study of water relations of *Prosopis tamarugo* Phil. In: M.A. Habit (ed.). The Current State of Knowledge on *Prosopis tamarugo*. pp. 251-256. FAO, Santiago de Chile.

ARAVENA, R.; O. SUZUKI & A. POLLASTRI 1989. Coastal fog and its relation to groundwater in the IV Región of northern Chile. Chemical Geology (Isotope Geoscience Section) 79: 83-91.

ARMESTO, J. & P.E. VIDIELLA 1993. Plant life-forms and biogeographic relations of the flora of Lagunillas (30°S) in the fog-free Pacific coastal desert. Ann. Missouri Bot. Gard. 80: 499-511.

ARROYO, M.T.K.; J. ARMESTO & C. VILLAGRAN 1981. Plant phenological patterns in the high Cordillera de los Andes in Central Chile. J. Ecol. 61: 205-233.

ARROYO, M.T.K.; J.J. ARMESTO & R. PRIMACK 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. Pl. Syst. & Evol. 149: 187-203.

ARROYO, M.T.K.; F.A. SQUEO, J.J. ARMESTO & C. VILLAGRAN 1988. Effects of aridity on plant diversity in the northern Chile Andes. Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 55-78.

ARROYO, M.T.K.; J.J. ARMESTO; F.A. SQUEO & J.R. GUTIERREZ 1993. Global change: flora and vegetation of Chile. In: H. MOONEY, E. FUENTES & B. KRONBERG (eds.). Earth System Responses to Global Change: Contrasts between North and South America. pp. 239-263. Academic Press, New York.

BARBOUR, M.G. 1969. Age and space distribution of the desert shrub *Larrea divaricata*. Ecology 50: 679-685.

BEATLEY, J.C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert Ecosystems. Ecology 55: 856-863.

BRIONES O.; C. MONTAÑA & E. EZCURRA 1998. Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. Oecologia 116: 365-372.

BURGESS, S.S.O.; M.A. ADAMS, N.C. TURNER & C.K. ONG 1998. The distribution of soil water by tree root systems. Oecologia 115: 306-311.

CANNON, W.A. 1911. The root habits of desert plants. Carnegie Inst. Wash. Year Book 131: 7-96.

CALDWELL, M.M. 1990. Water parasitism stemming from hydraulic lift - a quantitative test in the field. Israel J. Bot. 39: 395-402.

CALDWELL, M.M. & J.H. RICHARDS 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. Oecologia 79: 1-5.

CALDWELL, M.M.; T.E. DAWSON & J.H. RICHARDS 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. Oecologia 131: 151-161.

CHAPIN, F.S.III 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In: J.R. EHLERINGER & C.B. FIELD (eds.). Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe. pp.287-312. Academic Press Inc., San Diego.

CLARK, I.D.; P. FRITZ, O.P. QUINN, P.W. RIPPON, H. NASH & S. BARGHASH BIN GHALIB AL SAID 1987. Modern and fossil groundwater in an arid environment: a look at the hydrogeology of southern Oman. Proc. Symp. on Isotope Techniques in Water Resources Development. I.A.E.A. (Int. At. Energy Agency), Vienna pp. 167-187.

CODY, M.L. 1986. Roots in plant ecology. Tree 1: 76-78.

COLWELL, R.K. & D.J. FUTUYMA 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52: 567-576.

CUMMINS, K.W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. BioScience 24: 631-641.

DAWSON, T. E. 1996. Determining water use by trees and forest from isotopic, energy balance and transpiration analyses: the roles of tree size and hydraulic lift. Tree Physiol. 16: 263-272.

DAWSON, T. 1998. Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants. Oecologia.

DAWSON, T.E. & J.S. PATE 1996. Seasonal water uptake and movement in root systems of Australian phraeatophytic plants of dimorphic root morphology: A stable isotope investigation. Oecologia 107: 13-20.

DREW, M.C. 1979. Root development and activities. In: D.W. GOODALL, R.A. PERRY & K.M.W. HOWES (eds.) Arid-land Ecosystems: Structure, Functioning and management Vol. 1. pp. 573-606. Cambridge University Press, Cambridge.

EHLERINGER, J.R. 1985. Annuals and perennials of warm deserts. In: H.A. MOONEY & B.F. CHABOT (eds.). Physiological Ecology of North American Plant Communities. pp. 162-180.

EHLERINGER, J.R. & T.E. DAWSON 1992. Water uptake by plants: Perspectives fron stable isotope composition. Pl. Cell Environm. 15: 1073-1082.

EHLERINGER, J.R. & H.A. MOONEY 1983. Productivity of desert and mediterranean-climate plants. In: O.L. LANGE, P.S. NOBEL, C.B. OSMOND & H. ZIEGLER (eds.). Physiological Plant Ecology IV. pp. 205-231. Springer-Verlag, Berlin.

EHLERINGER, J.R.; S.L. PHILLIPS, W.F.S. SCHUSTE & D.R. SANDQUIST 1991. Differential utilization of summer rains by desert plants: implications for competition and climate change. Oecologia 88: 430-434.

FLANAGAN, L.B. & J.R. EHLERINGER 1991. Stable isotope composition of stem and leaf water: Applications to the study of plant water-use. Funct. Ecol. 5, 270-277.

FLANAGAN, L.B.; J.R. EHLERINGER & J.D. MARSHALL 1992. Differential uptake of summer precipitation among co-occurring trees and shrubs in a pinyon-juniper woodland. Pl. Cell Environm. 15: 831-836.

FORSETH, I.N.; J.R. EHLERINGER, K.S. WERK & C.S. COOK 1984. Field water relations of Sonoran Desert annuals. Ecology 65: 1436-1444.

GIBSON, A.C. & P.S. NOBEL 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press, Cambridge, MA.

GHAZANFAR, S. A. 1997. The phenology of desert plants: A 3-year study in a gravel desert wadi in northern Oman. J. Arid Environm. 35: 407-417.

GOLDSMITH, F.B.; C.M. HARRISON & A.J. MORTON 1986. Description and analysis of vegetation. In: P.D. MOORE & S.B. CHAPMAN (eds.). Methods in Plant Ecology: 437-524. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

GREGG, J. 1991. The differential occurrence of the mistletoe, *Phoradendron juniperinum*, on its host, *Juniperus osteosperma* in the Western United States. M.Sc. Thesis, University of Utah, Salt Lake City.

GRIME, J.P. 1977. Evidence for the existance of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Naturalist 111: 1169-1194.

GUTIERREZ, J.R. 1993. Desertification effects on ephemeral plants in the Chilean coastal desert. Revista Chilena Hist. Nat. 66: 337-344.

GUTIERREZ, J.R.; L.E. AGUILERA & J.J. ARMESTO 1992. The effects of water and macronutrients addition on aboveground biomass production of annual plants in an old field from a coastal desert site of north-central Chile. Revista Chilena Hist. Nat. 65: 83-90.

HADLEY, N.F. & S.R. SZAREK 1981. Productivity of desert ecosystems. BioScience 31: 747-753.

HAWKINS, C.P. & J.A. MACMAHON 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. Annual Rev. Entomol. 34: 423 - 451.

HERRERA, J. 1986. Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, South Spain. Vegetatio 68: 91-98.

INGRAHAM, N.L. & R.A. MATTHEWS 1990. A stable isotopic study of fog: the Point Reyes Peninsula, California, U.S.A. Chemical Geology (Isotope Geoscience Section) 80, 281-290.

JAKSIC, F.M. & G. MONTENEGRO 1979. Resource allocation of Chilean herbs in response to climatic and microclimatic factors. Oecologia 40, 81-89.

JONES, H.G. 1992. Plants and Microclimate. Cambridge University Press, Cambridge.

JORQUERA, C.B.; F.A. SQUEO, A. POLLASTRI, E. AGUIRRE, R. ARAVENA & J.R. EHLERINGER. Characterization of potential water sources used by coastal-desert vegetation in north-central Chile. En preparación.

KEELEY, S.C. & A.W. JOHNSON 1977. A comparison of the pattern of herb and shrub growth in comparable sites in Chile and California. Amer. Mid. Naturalist. 97: 120-132.

KEMP, P.R. 1983. Phenological patterns of Chihuanhuan desert plants in relation to the timming of water. Ecology 71: 427-436.

KEYA, G.A. 1997. Environmental triggers of germination and phenological events in an arid savannah region of northern Kenya. J. Arid Environm. 37: 91-106.

KEYA, G.A. 1998. Growth, water relations and biomass production of the savanna grasses *Chloris roxburghiana* and *Cenchrus ciliaris* in Kenya.J. Arid Environm. 38: 205-219.

KRAMER, P.J. & J.S. BOYER 1995. Water Relations of Plants and Soils. Academic Press. San Diego.

KÖRNER, CH. 1993. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. In: SCHULZE, E.D. & H.A. MOONEY (eds.). Biodiversity and Ecosystem function. Springer, Berlin, pp. 117-140.

LAMBERS, H.; F.S. CHAPIN III & T.L. PONS 1998. Plant Physiological Ecology. Springer Verlag, N.Y.

LARCHER, W. 1995. Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. Springer Verlag, Berlin.

MACMAHON, J.A. & D.J. SCHIMPF 1981. Water as a factor in the biology of North American desert plant. In: D.D. EVANS & J.L. THAMES (eds.). Water in Desert Ecosystems. pp. 114-171. US/IBP Synthesis Series 11. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg.

MACMAHON, J.A.; D.J. SCHIMPF, D.C. ANDERSEN, K.G. SMITH & R.L. BAYN 1981. An organism based approach to some community and ecosystem concepts. J. Theor. Biol. 88: 287-307.

MANNING, S.J. & M.G. BARBOUR 1988. Root systems, spatial patterns, and competition for soil moisture between two desert subshrubs. Amer. J. Bot. 75: 885-893.

MANNING, S.J. & D.P. GROENVELD 1989. Shrub rooting characteristics and water acquisition on xeric sites in the western Great Basin. In: Proceedings Symposium on Cheatgrass Invasion, Shrub Die-off, and Other Aspects os Shrub Biology and management. US Forest Service tech Report INT-276 pp. 238-244.

MAYA, Y. & L. ARRIAGA 1996. Litterfall and pheno-

logical patterns of the dominant overstorey species of a desert scrub community in north-western Mexico. J. Arid Environm.. 34: 23-35.

MENESES, R. 1991. Efecto de la suplementación postnatal en la productividad de caprinos criollos en la zona costera de la región de Coquimbo. Agricultura Técnica 51: 159-165.

MENESES, R. 1993. Efecto de la época de suplementación con heno de alfalfa en la producción de leche en cabras criollas. Agricultura Técnica 53: 150-159.

MENESES, R.; C. CREMPIEN & F. SQUELLA 1990. Sistema de producción ovina para la franja costera de la zona de clima mediterráneo árido de Chile. II. Producción Animal. Agricultura Técnica 50: 252-259.

MENGE, B.A.; J. LUBCHENCO, L.R. ASHKENAS & F. RAMSEY 1986. Experimental separation of effects of consumers on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the Bay of Panama: direct and indirect consequences of food web complexity. J. Exp. Marin. Biol. Ecol. 100: 225-269.

MILTON, S.J.; I.D. GOURLAY & W.R.J. DEAN 1997. Shrub growth and demography in arid Karoo, South Africa: inference from wood rings. J. Arid Environm. 37: 487-496.

MOONEY, H.A.; D.J. PARSONS & J. KUMMEROW 1974. Plant development in Mediterranean climates. In: H. LIETH (ed.). Phenology and Seasonality Modeling. New York, Springer Verlag. 8: 255-267.

MOONEY, H.A.; S.L. GULMON, P.W. RUNDEL & J.J. EHLERINGER 1980. Further observations on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the northern Atacama Desert. Oecologia 44, 177-180.

NAEEM, S & S. LI. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. Nature 390: 507-509.

NOTZOLD, R.; B. BLOSSEY & E. NEWTON 1998. The influence of below ground herbivory and plant competition on growth and biomass allocation of purple loosestrife. Oecologia 113: 82-93.

OLIVARES, N.; C.B. JORQUERA, E. GROTE, J.R. EHLERINGER & F.A. SQUEO 1998. Arquitectura radicular y fuentes de agua utilizadas por especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile. VII Reunión Anual de la Sociedad de Ecología de Chile. La Serena, julio 24-25, 1998. Programa y Resúmenes: 10-11.

OLIVARES, S. & F.A. SQUEO 1999. Patrones fenológicos en especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile. Revista Chilena Hist. Nat.: 72: en prensa.

OLIVARES, N.C.; F.A. SQUEO, E. GROTE & C. JORQUERA. Distribución radicular de especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile. En preparación.

OSMOND, C.B.; L.F. PITELKA & G.H. HIDY 1990. Plant Biology of the Basin and Range. Springer Verlag, New York.

POLIS, G.A. 1991. Desert communities: an overview of patterns and processes. In: G.A. POLIS (ed.). The Ecology of Desert Communities. pp.1-26. The University of Arizona Press, Tucson.

RAUNKIAER, C. 1934. The life form of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford.

RATCHCKE, B. & E.P. LACEY 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Rev. Ecol. Syst. 16: 179-214.

REYNOLDS, J.F.; R.A. VIRGINIA, P.R. KEMP, A.G. DE SOYZA & D.C. TREMMEL 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. Ecol. Monogr. 69: 60-106.

RICHARDS, J.H. & M.M. CALDWELL 1987. Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. Oecologia 73: 486-489.

ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37: 317-350.

ROZZI, R.; J.D. MOLINA & P. MIRANDA 1989. Microclima y períodos de floración en laderas de exposición ecuatorial y polar de los Andes de Chile central. Revista Chilena Hist. Nat. 62: 75-84.

RUNDEL, P.W.; M.O. DILLON, B. PALMA, H.A. MOONEY, S.L. GULMON & J.R. EHLERINGER 1991. The phytogeography & ecology of the coastal Atacama & Peruvian deserts. Aliso 13: 1-49.

SIMBERLOFF, D. & T. DAYAN 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. Annual Rev. Ecol. Syst. 22: 115-143.

SMITH, S.D. & P.S. NOBEL 1986. Desets. In: N.R. BAKER & S.P. LONG (eds.). Photosynthesis in Contrasting Environments, pp.13-62, Elsevier.

SMITH, S.D. & R.S. NOWAK 1990. Ecophysiology of plant in the intermountain lowlands. In: C.B. OSMOND, L.F. PITELKA, G.M. HUDY (eds.). Plant Biology of the Basin and Range, pp. 179-241. Springer Verlag, New York.

SOTO, G. & F. ULLOA (eds.) 1997. Diagnóstico de la Desertificación en Chile. CONAF, La Serena.

SQUEO, F.A.; L. CONTRERAS, J.E. NOVOA, G. ARANCIO & V. VALVERDE 1990. Estudio Línea de Base de la Flora y Fauna en el Área del Distrito Minero El Romeral. Universidad de La Serena - Compañía Minera del Pacífico, La Serena.

SQUEO, F.A.; R. OSORIO & G. ARANCIO 1994a. Flora de los Andes de Coquimbo: Cordillera de Doña Ana. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena.

SQUEO, F.A.; J.R. EHLERINGER, N. OLIVARES & G. ARANCIO 1994b. Variation in leaf level energy balance components of *Encelia canescens* along a precipitation gradient in north-centran Chile. Revista Chilena Hist. Nat. 67: 143-155.

SQUEO, F.A.; A. VALENZUELA, E. GROTE, A. POLLASTRI & J.R. EHLERINGER 1997. Plant water relations of coastal desert shrub species from north-central Chile. En: II Southern Connection Congress, 6-11 enero 1997. Valdivia, Chile. Noticiero de Biología (1997) 5: 145.

SQUEO, F.A.; L.A. CAVIERES, G. ARANCIO, J.E. NOVOA, O. MATTHEI, C. MARTICORENA, R. RODRIGUEZ, M.T.K. ARROYO & M. MUÑOZ 1998. Biodiversidad de la flora vascular en la región de Antofagasta, Chile. Revista Chilena Hist. Nat. 71: 571-591.

STOCKTON, C.W. & D.M. MEKO 1975. A long-term history of drought occurrence in the western United States as inferred from tree rings. Weatherwise 28: 244-249.

TILMAN, D.; D. WEDIN & J. KNOPS 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. Nature 379: 718-720.

TILMAN, D.; J. KNOPS, D. WEDIN, P. REICH, M. RITCHIE & E. SIEMANN 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. Science 277: 1300-1302.

TURNER, R.M. 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran Desert site. Ecology 71: 464-477.

VALENTINI, R.; G.E. SCARASCIA-MUGNOZZA & J.R. EHLERINGER 1992. Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a Mediterranean macchia ecosystem. Funct. Ecol. 6: 627-631.

VIDIELLA, P.E. & J.J. ARMESTO 1989. Emergence of ephemeral plant species from soil samples of the Chilean coastal desert in response to experimental irrigation. Revista Chilena Hist. Nat. 62: 99-107.

VIDIELLA, P.E. 1992. Desierto florido: estudio experimental de la emergencia de plantas efímeras en respuesta a distintos regímenes de precipitación. Tesis Magister, Universidad de Chile, Santiago.

WILSON, M.F.; C. SMITH-RAMIREZ, C. SABAG & J.F. HERNANDEZ 1995. Mutualismo entre plantas y animales en bosques templados de Chile. In: J.J. ARMESTO, C. VILLAGRAN & M.T.K. ARROYO (eds.). Ecología del Bosque Nativo de Chile: 251-264. Editorial Universitaria, Santiago.

WHITTAKER, R.H. & W.A. NIERING 1975. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient. Ecology 56: 771-790.

Fecha de publicación: 30 de junio de 1999.

TABLA I: Relación entre la fuente de agua utilizada y las características de hábito y sistema radicular en 14 especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile, 30°S.

Código	Especie	Hábito[1]	Sistema Radicular[2]	Fuente de Agua[3]			
				Jul 96	Nov 96	Abr 97	Jul 97
Bi	*Bridgesia incisifolia*	D	s	-	A	-	-
Cc	*Calliandra chilensis*	D	s	-	A	A	-
Cd	*Cordia decandra*	D	s	-	A	-	-
Ec	*Encelia canescens*	D (SV)	s	-	A	-	A
Ep	*Ephedra chilensis*	SV	s	B?	A	A	B?
Hs	*Heliotropium stenophyllum*	SV	s	B	B	AB	B
Og	*Oxalis gigantea*	D, TF, PF	ss	-	A	-	-
Ls	*Lobelia polyphylla*	D	ss	-	A	-	-
Bp	*Balbisia peduncularis*	D	d	-	A	AB	-
Ft	*Flourensia thurifera*	D	d	-	A	-	-
Pr	*Pleocarphus revolutus*	SV	d	B	B	B	B
Sc	*Senna cumingii*	SV (D)	d	B	B	B	B
Hp	*Haplopappus parvifolius*	SV	p	B	B	B	B
Pc	*Proustia cuneifolia*	D	p	-	B	-	A

[1] Hábito: D=caducifolia, SV=perennifolia, TF= tallo fotosintético, PF=peciolo foliar fotosintético (pecíolo foliar persiste por un tiempo luego de la caída de la hoja) (según Olivares & Squeo, 1999).
[2] Sistema radicular: s= superficial, ss= superficial suculento, p= profundo, d= dimórfico (ver Fig. 5, según de Olivares *et al.*, 1998).
[3] Fuente de Agua: en base al análisis de composición isotópica se diferencian dos estratos: A (superficial) y B (profundo) (según Squeo *et al.*, en preparación).

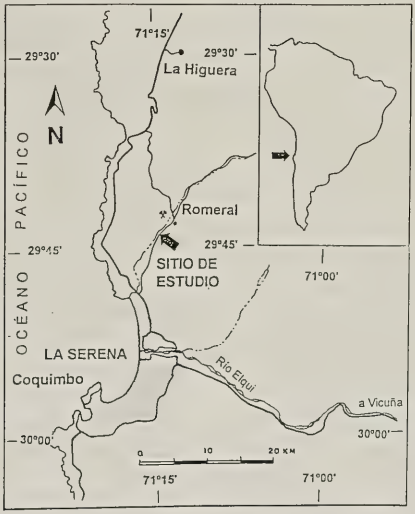


FIG. 1. Localización del sitio de estudio, Quebrada El Romeral, norte-centro de Chile.

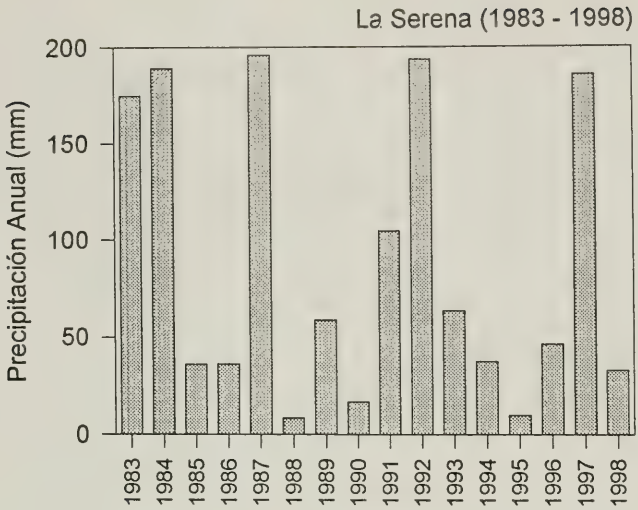


FIG. 2. Precipitación anual entre 1983 y 1998 en La Serena. Datos aportados por la Dirección General de Aeronáutica de Chile, Aeropuerto La Florida, La Serena.

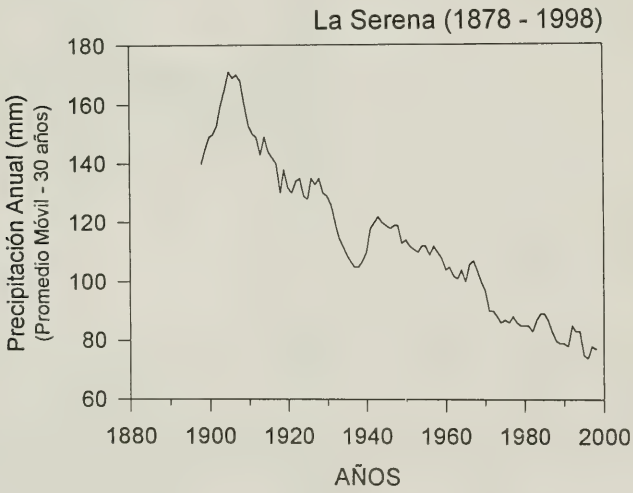


FIG. 3. Promedio móvil (30 años) de la pluviometría en La Serena, período 1878 y 1998 (Fuenzalida en Soto & Ulloa, 1997).

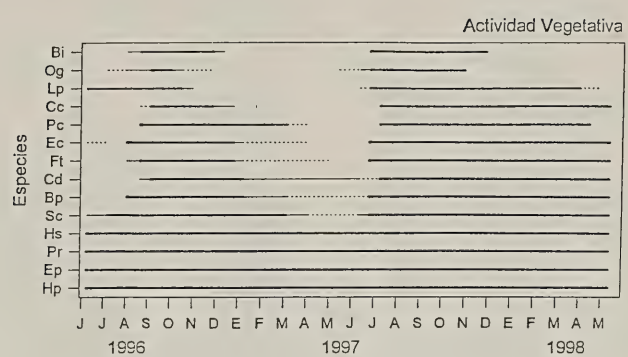


FIG. 4. Fenofase de actividad vegetativa en 14 especies arbustivas durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada El Romeral, norte-centro de Chile. Las líneas indican que sobre el 5% (línea punteada), 25% (línea continúa delgada) ó 50% (línea continua gruesa) de los individuos se encontraban en esta fenofase. Ver los códigos de las especies en Tabla I (según Olivares & Squeo, 1999).

Para evaluar si existían grupos de especies con un comportamiento fenológico semejante, se realizó un análisis de similitud utilizando el índice de Colwell & Futuyma (1971):

$$S_{jk} = 1 - 1/2 \sum_{i=1}^{t} | P_{ij} - P_{ik} |$$

donde P_{ij} y P_{ik} son la proporción de la fenofase en el tiempo i-esimo para las especies j y k. El dendrograma se construyó a partir de la matriz de similitud (Goldsmith *et al.*, 1986).

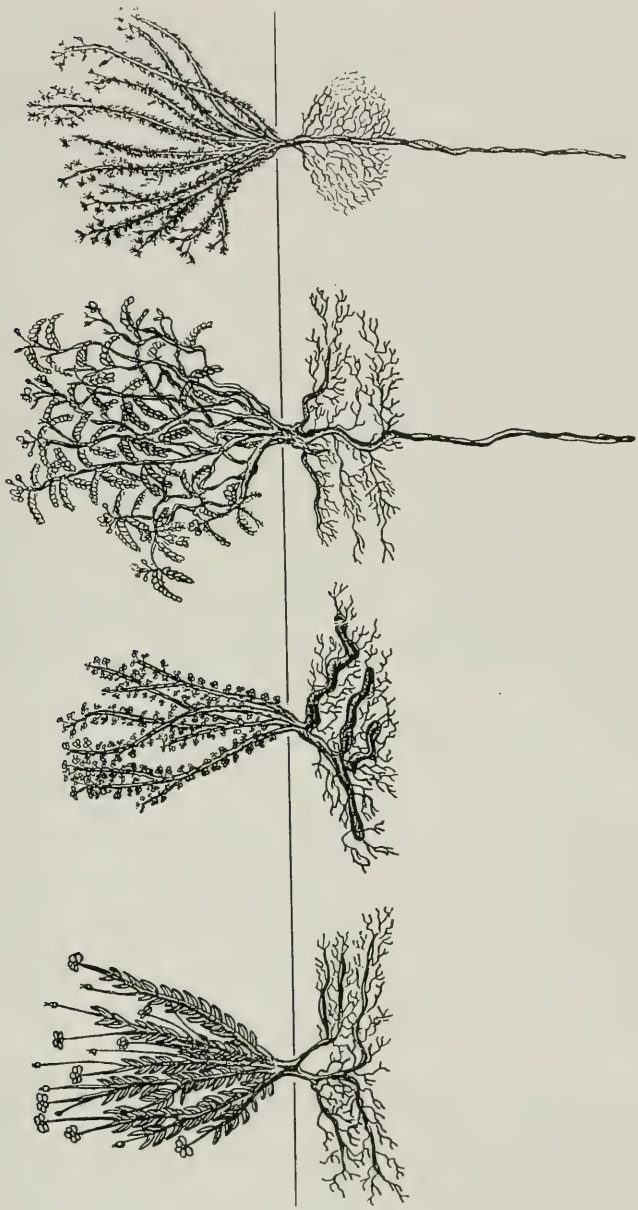


FIG. 5. Arquitecturas radiculares que presentan las especies arbustivas estudiadas en Quebrada El Romeral, norte-centro de Chile (según Olivares *et al.*, 1998). Arquitecturas radiculares superficial (*Encelia canescens*), superficial suculenta (*Oxalis giganteа*), dimórfica (*Senna cumingii*) y profunda (*Haplopappus parvifolius*).

Gayana Bot. 56(1): 17-21, 1999 ISSN 0016-5301

DETECCION EXPERIMENTAL DE COMPATIBILIDAD GENETICA EN LA GEOFITA *PASITHEA COERULEA* (RUIZ ET PAVON) D. DON (LILIACEAE)

EXPERIMENTAL DETECTION OF GENETIC COMPATIBILITY IN THE GEOPHYTE PASITHEA COERULEA *(RUIZ ET PAVON) D. DON (LILIACEAE)*

Lohengrin A. Cavieres G.[1] y Mary T.K. Arroyo [2]

RESUMEN

Se describen los resultados de producción de semillas en experimentos de autopolinización, polinización cruzada, emasculaciones y polinización natural en la geófita nativa *Pasithea coerulea* (Ruiz et Pavón) D. Don (Liliaceae). Este estudio se realizó en poblaciones de esta especie ubicadas en el sector de San Carlos de Apoquindo, Chile central (33°S). No hubo producción de semillas en flores emasculadas, indicando que ésta es una especie no apomíctica. Hubo producción de semillas en los autocruzamientos, aunque ésta fue significativamente menor que la producción de semillas con polinización cruzada. El índice de autoincompatibilidad fue 0,39, indicando que esta especie es parcialmente autocompatible. Este resultado no se relaciona con una marcada tendencia a la autoincompatibilidad en especies geófitas documentada en estudios anteriores.

PALABRAS CLAVES: Autocompatibilidad, *Pasithea coerulea*, geófitas.

ABSTRACT

Results of seed production under controlled hand self- and cross-pollination, emasculation and natural pollination are described for the native geophyte *Pasithea coerulea* (Ruiz et Pavón) D. Don (Liliaceae, Monocotiledonae). This study was carried out in populations located at San Carlos de Apoquindo, central Chile (33°S). There were no seed production in emasculated flowers indicating that this is a non apomictic species. Although significantly lower than cross-pollination, there were seed produced under self-pollination. The index of incompatibility is 0,39 indicating that *P. coerulea* is partially self compatible. This last result is not in accordance with previous works that indicate a high propensity to incompatibility in geophyte species.

KEYWORDS: Self-compatibility, *Pasithea coerulea*, geophytes.

INTRODUCCION

Geófitas son aquellas especies donde la parte persistente del individuo queda completamente protegida bajo tierra (Font Quer, 1993). Esto ocurre gracias a la adaptación o modificación del tallo o raíz (bulbos, rizomas, tubérculos, etc.), en el cual se mantiene protegida la yema vegetativa apical en forma subterránea durante algún período desfavorable, permitiendo la regeneración de la parte aérea una vez transcurrido el período desfavorable. Esta forma de vida estaría particularmente adaptada a climas estacionales e impredecibles (Dafni *et al.*, 1981a). Las geófitas son muy abundantes en la vegetación de zonas semidesérticas y zonas con clima tipo mediterráneo (Dafni *et al.*, 1981b).

Hoffmann (1989a) cita alrededor de 180 especies de geófitas monocotiledóneas para Chile, muchas de las cuales son endémicas (Marticorena, 1990) y/o con rangos geográficos de distribución muy limitados, determinando serios problemas de

[1] Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile. E-mail: lcaviere@udec.cl.
[2] Depto. de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

conservación en este tipo de especies (Hoffmann, 1989b). Saavedra *et al.* (1996) han documentado que en las geófitas existe una marcada tendencia a encontrar especies autoincompatibles, lo que guardaría relación con la alta longevidad que presentan las especies de esta forma de vida.

Pasithea coerulea (Ruiz et Pavón) D. Don. (Liliaceae) es una hierba geófita, conocida vernacularmente como azulillo, muy común en el matorral de Chile central y la única representante del género a nivel mundial. A pesar de que los sistemas de reproducción en plantas han sido estudiados en detalle en algunas comunidades de plantas en Chile (Arroyo & Squeo, 1990; Arroyo & Uslar, 1993; Riveros *et al.*, 1996), aún persiste un amplio espectro de especies, especialmente geófitas (c.f., Saavedra, 1996), de las cuàles se desconocen aspectos de su biología de reproducción.

El presente estudio tiene como objetivo determinar el sistema reproductivo y el grado de compatibilidad genética de individuos de *Pasithea coerulea*, contrastando la producción de semillas de flores que son polinizadas manualmente con polen del mismo individuo, tanto como con polen de otros individuos.

MATERIALES Y METODOS

ESPECIE DE ESTUDIO: *Pasithea coerulea* es una hierba perenne de 0,9 a 1,2 m de altura, de rizoma fuerte y muy fibroso. Sus hojas son planas y delgadas, angostándose suavemente hacia el ápice. El tallo es recto, glabro y liso de 30-45 cm de largo. La inflorescencia es una panícula de 15-20 cm de largo, con 2-3 hojuelas en la base de las ramificaciones florales. En su ápice, la inflorescencia lleva varias flores muy llamativas con 6 tépalos de color azul y 6 estambres con anteras amarillas. El estilo es de 1-3 cm de largo y es levemente más largo que los estambres (Muñoz, 1966). Su período de floración se extiende desde septiembre a diciembre (Navas, 1973). Habita desde Antofagasta a Valdivia (Hoffmann, 1989), siendo particularmente común en Chile central-mediterráneo, donde crece preferentemente en laderas de cerros y terrenos pastosos (Hoffmann, 1995).

SITIO DE ESTUDIO: Los experimentos para la determinación del sistema reproductivo de *Pasithea coerulea* se llevaron a cabo entre los meses de octubre y noviembre de 1989 en el sector de San Carlos de Apoquindo (33°27'S, 70°42'W, 900 m s.n.m.) pertenecientes al Club Deportivo de la Universidad Católica de Chile.

El clima del área de estudio, y en general para Chile central, corresponde a un clima tipo mediterráneo (Di Castri & Hajek, 1976) con estacionalidad en las temperaturas y precipitaciones. Las precipitaciones se concentran en la época de invierno, mientras que la estación seca corresponde al verano. En un año normal la cantidad total de precipitaciones es de alrededor de 350 mm, aunque existe una alta variabilidad interanual en la cantidad de precipitaciones (Aceituno, 1990). La temperatura media anual es de alrededor de 14°C, con una moderada oscilación térmica entre el período invernal y la época estival (Di Castri & Hajek, 1976).

SISTEMA DE REPRODUCCION: Inflorescencias de dieciocho individuos de *Pasithea coerulea* fueron cubiertas con bolsas de algodón, antes de iniciar el período de floración, para evitar la intromisión de cualquier agente polinizador externo. Posteriormente, todas las flores contenidas dentro de las bolsas de algodón fueron emasculadas. En este grupo de flores cubiertas y emasculadas se realizaron 3 tratamientos. En un grupo de nueve individuos las flores fueron polinizadas manualmente con polen de otra flor del mismo individuo. En otro grupo, también de nueve individuos, las flores fueron polinizadas manualmente con polen proveniente de otros individuos. Para este propósito se escogieron individuos distantes a 2, 10 y 30 metros del individuo receptor de polen. En el último grupo de nueve individuos las flores fueron dejadas sin mayor manipulación para determinar la capacidad de apomixis en esta especie. Una vez terminadas las manipulaciones experimentales de las flores éstas eran nuevamente cubiertas por las bolsas de algodón para evitar cualquier efecto posterior de los polinizadores. En forma simultánea a los experimentos de cruzamiento, nueve individuos fueron etiquetados en el campo y dejados para ser polinizados en forma natural. Después de tres a cuatro semanas de efectuados los cruzamientos las bolsas fueron retiradas, procediéndose a la recolección de los frutos, para posteriormente contabilizar en el laboratorio la producción de semillas por fruto.

TABLA I. Resultados de los cruzamientos experimentales efectuados en *Pasithea coerulea* (Ruiz et Pavón) D. Don (Liliaceae) para determinar el sistema reproductivo de la especie. D.E. es desviación estándar.

Tratamiento	N° plantas	N° Flores	N° Frutos	% Frutos	Promedio N° semillas/flor	D.E.	Promedio N° semillas/fruto	D.E.
Polinización manual cruzada	9	44	36	82	3.1	0.9	3.6	1.4
Auto-polinización manual	9	40	30	75	1.2	1.0	1.7	1.0
Apomixis	6	22	0	0	0	0	0	0
Polinización natural	9	24	20	83	3.5	1.7	4.2	2.2

Con el propósito de evaluar diferencias en la producción de semillas por fruto con cada tratamiento se realizó una prueba de Mann-Whitney. Para determinar el sistema reproductivo de *Pasithea coerulea* se calculó el índice de incompatibilidad genética (ISI) dividiendo el número de semillas/flor producidas por autopolinización manual por el número de semillas/flor producidas por fecundación cruzada, según lo indican Ruiz y Arroyo (1978).

RESULTADOS Y DISCUSION

En ninguna de las flores emasculadas hubo producción de frutos, con lo cual se descarta la presencia de apomixis en *Pasithea coerulea*.

El éxito de fructificación en los individuos autopolinizados es menor a lo alcanzado con los entrecruzamientos o la polinización natural (Tabla I). La producción de semillas por fruto fue significativamente menor cuando la flor es polinizada con polen del mismo individuo que cuando proviene de otro individuo ($U = 44$, $n = 9$; $p < 0{,}01$, Tabla I). Sin embargo, existe producción de semillas cuando el polen es del mismo individuo, sugiriendo que esta especie sería genéticamente autocompatible.

El índice de incompatibilidad genética (ISI) da un valor de 0,39, superior al valor 0,2 que es el límite para especies autoincompatibles propuesto por Ruiz & Arroyo (1978), pero menor que 0,5 que es límite para las especies totalmente compatibles. En consecuencia, *Pasithea coerulea* es una especie parcialmente autocompatible. La presencia de compatibilidad genética en esta geófita no concuerda con la marcada autoincompatibilidad documentada por Saavedra *et al.* (1996) para especies geófitas. Estos autores relacionaron el alto grado de incompatibilidad en las especies geófitas con una alta longevidad que presentarían dichas especies, ya que las especies más longevas, especialmente las leñosas, tienden a presentar mayor grado de incompatibilidad (Arroyo & Squeo, 1990; Peralta *et al.*, 1992; Arroyo & Uslar, 1993; Riveros *et al.*, 1995, 1996).

Las plantas polinizadas bajo condiciones naturales tuvieron en promedio una producción de semillas por fruto significativamente mayor que las polinizadas manualmente con polen proveniente del mismo individuo ($U = 51$, $n = 9$; $p < 0{,}01$). El éxito de fructificación es muy similar entre los entrecruzamientos y la polinización natural (Tabla I). A su vez en la polinización natural hubo una mayor producción de semillas por fruto que en las plantas que fueron cruzadas con polen de otro individuo, aunque esta diferencia no es significativa ($U = 2$, $n = 9$; n.s.). Esta última situación es común en los experimentos de cruzamientos manuales (e.g., Arroyo & Squeo, 1990), ya que a pesar de que las flores son manualmente polinizadas en forma reiterada con abundante polen, muchas veces no es posible coincidir con el período exacto de máxima receptividad del estigma.

Al analizar la producción de semillas con la distancia de la fuente de polen se encuentra que la producción se semillas aumenta linealmente con la distancia de procedencia del polen (Fig. 1). Waser y Price (1983) documentaron la existencia de una relación entre distancia de la fuente de polen y la magnitud de la producción de semillas. De acuerdo a estos autores, la producción de semillas aumenta linealmente con la distancia de la fuente de polen, pero sólo hasta cierta distancia, ya que a distancias superiores la producción de semillas comienza a decaer. El punto de máxima producción de semillas se denomina distancia óptima de entrecruzamiento. Usualmente esta distancia fluctúa entre 2-10 m, de

acuerdo a lo documentado por Waser & Price (1983) para especies herbáceas perennes. En el caso de *Pasithea* aún con polen proveniente de una distancia máxima de 30 m no es posible reconocer una distancia óptima de entrecruzamiento, sugiriendo que esta distancia sería particularmente grande en comparación a lo documentado en la literatura. *Pasithea* es visitada principalmente por abejas, las que usualmente tienen cortas distancias de vuelo (Dafni, 1992) y estarían realizando cruzamientos entre individuos situados a distancias inferiores del óptimo. Por otra parte, *Pasithea* también es visitada por mariposas, las que sí tienen distancias de vuelos mucho mayores y que eventualmente podrían efectuar cruzamiento entre individuos situados a una distancia óptima. Sin embargo, es necesario realizar un mayor número de experimentos que incluya distancias mayores de procedencia del polen para poder determinar la distancia óptima de entrecruzamiento de *Pasithea coerulea.*

AGRADECIMIENTOS

A Iris Peralta y José Gregiro Rodríguez por su ayuda en la movilización al sitio de estudio, y a Ana María Humaña por sus valiosos comentarios durante la preparación del manuscrito. La redacción de este trabajo ha sido apoyada por la Cátedra presidencial en Ciencias de Mary Kalin Arroyo.

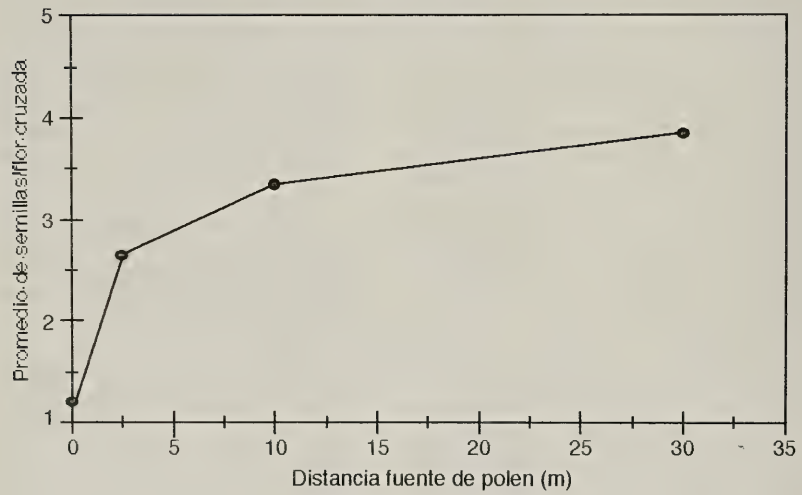


FIGURA 1: Relación entre la producción de semillas por fruto y la distancia de la fuente de polen en *Pasithea coerulea* (Ruiz et. Pavón) D. Don (Liliaceae).

BIBLIOGRAFIA

ACEITUNO, P. 1990. Anomalías climáticas en la región sudamericana durante los extremos de la Oscilación Austral. Revista Geofís. 32:65-78.

ARROYO, M.T.K. & F. SQUEO.1990. Relationship between plant breeding systems and pollination. In: S. Kawano (ed.), Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants, pages 205-227. Academic Press, London.

ARROYO, M.T.K. & P. USLAR. 1993. Breeding systems in a temperate mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. Bot. J. Linn. Soc. 111: 83-102.

DAFNI, A. 1992. Pollination Ecology, A Practical Approach. IRL Press, Oxford. 250 pp.

DAFNI, A.; D. COHEN & I. NOY-MEIR. 1981a. Life-cycle variations in geophytes. Ann. Missouri Bot. Gard. 68:652-660.

DAFNI, A.; A. SCHMIDA & M. AVISHAI. 1981b. Leafless autumnal-flowering geophytes in the mediterranean region: phytogeographical, ecological and evolutionary aspects. Pl. Syst. Evol. 137:181-193.

DI CASTRI, F. Y E. HAJEK. 1976. Bioclimatología de Chile. Ediciones de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile, 122 pp.

FONT QUER, P. 1993. Diccionario de Botánica Tomo I. Ed. Labor, Barcelona, España. 607 pp.

HOFFMANN, A.E. 1989a. Chilean monocotyledonous geophytes: taxonomic considerations and their state of conservation. Herbetia 45:13-28.

HOFFMANN, A.E. 1989b. Geófitas monocotiledóneas chilenas: Sinopsis taxonómica y estado de conservación. En I. Benoit (ed.) Libro Rojo de la Flora Terrestre de Chile. CONAF, Santiago, Chile, 152 pp.

HOFFMANN, A.E. 1995. Flora Silvestre de Chile central 3ª edición. Ediciones de la Fundación Claudio Gay. 255 pp.

MARTICORENA, C. 1990. Contribución a la estadística de la flora vascular de Chile. Gayana Bot. 47:85-113.

RIVEROS, M.; M.A. PARADES, M.T. ROSAS, E. CARDENAS, J. ARMESTO, M.T.K. ARROYO & B. PALMA. 1995. Reproductive biology in species of the genus *Nothofagus*. Environm. Exp. Bot. 35 (4): 519-524.

RIVEROS M.; A.M. HUMAÑA Y M.T.K. ARROYO. 1996. Sistemas de reproducción en especies del bosque valdiviano (40° Latitud Sur). Phyton (Buenos Aires) 58(1/2): 167-176.

MUÑOZ, C. 1966. Flores Silvestres de Chile. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago, Chile. 245 pp.

NAVAS, L. 1973. Flora de la cuenca de Santiago de Chile tomo I. Ediciones de la Universidad de Chile. 251 pp.

PERALTA, I.; J.G. RODRIGUEZ & M.T.K ARROYO. 1992. Breeding systems and aspects of pollination in *Acacia caven* (Mol.) Mol. (Leguminosae: Mimosoideae) in the mediterranean-type climate zone of central Chile. Bot. Jahrb. Syst. 114(3): 297-314.

RUIZ, T. & M.T.K. ARROYO. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. Biotropica 10(3) 221-230.

SAAVEDRA, F.; M.T.K. ARROYO & A.J. HOFFMANN. 1996. The breeding system of *Hippeastrum advenum* (Ker-Gawl.) Herb. (Amaryllidaceae), an endemic geophyte of the mediterranean-type climate region in central Chile. Bot. Jahrb. Syst. 118(1): 1-8.

WASER, N. & M. PRICE. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants and the nature of plant pollinator interaction. In Jones, E. (ed.) Handbook of Pollination, Kluwer.

Fecha de publicación: 30 de junio de 1999.

Gayana Bot. 56(1): 23-29, 1999 ISSN 0016-5301

ASPECTOS TAXONOMICOS Y ULTRAESTRUCTURALES EN *OSCILLATORIA ACUTA*, *O. ANIMALIS* Y *O. PROTEUS* (CYANOPHYTA, HORMOGONALES)

TAXONOMICAL AND ULTRAESTRUCTURAL ASPECTS IN OSCILLATORIA ACUTA, O. ANIMALIS *AND* O. PROTEUS *(CYANOPHYTA, HORMOGONALES)*

María Cecilia Fernández Belmonte* y María Susana Vigna**

RESUMEN

Tres especies del género *Oscillatoria*: *O. acuta* Bruhl et Biswas, *O. animalis* Ag. ex Gomont y *O. proteus* Skuja, provenientes de ambientes termales de Argentina (Puente del Inca, Provincia de Mendoza; Cacheuta, Provincia de Mendoza y San Jerónimo, Provincia de San Luis) fueron estudiadas con microscopio electrónico de transmisión con el fin de analizar diferencias y/o semejanzas en la disposición de los tilacoides y tipo de inclusiones. Se observó que la disposición tilacoidal varía en las tres especies y en *O. acuta* se detectó la presencia de cuerpos cristalino-granulares, concluyendo que estas características están ligadas al tipo de hábitat. Además, *O. proteus* se cita por primera vez para ambientes termales en Argentina.

PALABRAS CLAVES: Algas termales, Cyanophyta, estudio ultraestructural.

ABSTRACT

Three species of the genus *Oscillatoria*: *O. acuta* Bruhl et Biswas, *O. animalis* Ag. ex Gomont and *O. proteus* Skuja from argentine hot springs (Puente del Inca, Province of Mendoza; Cacheuta Province of Mendoza and San Jerónimo, Province of San Luis) had been studied with T.E.M. searching for differencies and/or similarities in the arrangement of thylakoids and cellular inclusions. The arrangement of thylakoids were different among the three species and *O. acuta* has cytoplasmatic crystalline bodies. These characteristics could be related with the habitat. In addition *O. proteus* is recorded for the first time for argentine hot springs.

KEYWORDS: Springs algae, Cyanophyta, ultraestructural study.

INTRODUCCION

Las aguas termales revisten un interés especial desde el punto de vista de su utilización medicinal, terapéutica y de la ficoflora que habita en ellas, la cual está principalmente representada por algas pertenecientes a las divisiones Cyanophyta, Chlorophyta y a la clase Bacillariophyceae.

Teniendo en cuenta que Argentina es rica en centros termales, algunos explotados turísticamente y otros aún no, estos aspectos han sido muy poco estudiados hasta el momento (Guarrera, 1961; Lacoste *et al.*, 1983; Fernández & Vigna, 1993). Estos centros están distribuidos en regiones bioclimáticas muy diversas, conociéndose en la actualidad cuarenta y uno, de los cuales corresponden un 44% a aguas hipertermales, 24% a mesotermales y un 32% a hipotermales. Se encuentran ubicados en varias provincias: Neuquén, Mendoza, Salta, Jujuy, Tucumán, San Juan, San Luis, Santiago del Estero, La Pampa, Córdoba, Buenos Aires, Chaco, Santa Fe, La Rioja y Catamarca (Instituto Nacional de Ciencias y Tecnología, 1976).

Debido a la inexistencia de trabajos regionales en este campo, se propuso realizar el estudio de las algas en tres termas del área centro-oeste de

* Universidad Nacional de San Luis. F.I.C.E.S. Av. 25 de mayo 384. Villa Mercedes (San Luis), Argentina.
** Universidad Nacional de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Ciudad Universitaria. Capital Federal, Argentina.

Argentina: Puente del Inca y Cacheuta (Provincia de Mendoza) y San Jerónimo (Provincia de San Luis).

El objetivo del presente trabajo es comparar ultraestructuralmente tres especies termófilas del género *Oscillatoria*: *O. acuta*, *O. animalis* y *O. proteus* (Cyanophyta, Hormogonales) y establecer las posibles relaciones con el hábitat al cual pertenecen. Esta contribución está inserta dentro de un estudio mayor de algas termales del centro-oeste de Argentina (Fernández, 1996).

De esta manera con el análisis de la biodiversidad y de los aspectos ecológicos de las entidades algales en estas termas, se espera contribuir al conocimiento del equilibrio ecológico de este importante recurso natural, ya que como tal debe ser objeto de un trato especial para tender a su uso racional y que en el futuro puedan surgir pautas para planificar un manejo adecuado.

MATERIALES Y METODOS

Las tres especies de *Oscillatoria* fueron recolectadas en Puente del Inca, Cacheuta y San Jerónimo (Fig. 1) entre los años 1989 y 1995. Las muestras de las cuales provienen dichos materiales se hallan depositadas en el Herbario de la Universidad Nacional de San Luis (UNSL) bajo los números: 128, 130, 132, 133, 134, 135, 151, 156, 158, 167, 173, 174, 182, 187, 190, 194, 195, 200, 203, 205, 208, 209, 210, 212, 218, 225 y 233.

CARACTERISTICAS DE LAS AREAS MUESTREADAS

I. PUENTE DEL INCA

Puente del Inca es un monumento natural situado en la villa homónima, a 183 km de la ciudad de Mendoza, Departamento Las Heras (2.719 m, 32°50'S - 69°55'O).

Se trata de un puente en arco sobre el río Cuevas, afluente del río Mendoza. La vegetación corresponde a la provincia fitogeográfica Alto Andina, representada por un tapiz herbáceo y arbustivo de baja altura (Cabrera, 1976).

II. CACHEUTA

Cacheuta se encuentra a 39 km de la ciudad de Mendoza, Departamento de Luján de Cuyo (1.238 m, 33°01'S - 69°07'O).

La vegetación corresponde al ecotono de las provincias fitogeográficas Patagónica, del Monte y Alto Andina, representada por estepas de arbustos, caméfitas y de herbáceas, jarillal y bosques de algarrobo (Cabrera, 1976).

III. SAN JERONIMO

San Jerónimo está ubicado a 25 km de San Luis, hacia el noroeste, sobre la ruta nacional N° 147. (500 m, 33°08'S - 66°29'O).

Pertenece al departamento capital y a la provincia fitogeográfica del Monte, caracterizada por una vegetación predominantemente xerófila; sólo en el margen de los ríos o lagunas se hallan especies mesófilas o higrófilas. Esta región está representada por el jarillal, bosques de algarrobo, matorrales de jume y estepas de olivillos (Cabrera, 1976).

Las observaciones, ilustraciones y fotografías al microscopio óptico se realizaron utilizando un equipo Zeiss M63, con tubo de dibujo y cámara fotográfica automática incorporada M35. (Laboratorio de Ficología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires).

Para el tratamiento taxonómico se siguieron los criterios morfológico-estructurales de Geitler (1932) y Desikachary (1959).

ANALISIS ULTRAESTRUCTURAL DE LOS TAXA

-Obtención del material biológico:

Para el caso de *O. acuta* y *O. proteus* se utilizó material recolectado en Puente del Inca y Cacheuta, respectivamente, seleccionando pequeñas porciones de matas puras bajo la lupa.

Para *O. animalis* (originario de San Jerónimo) se usó material de cultivo (unialgal) en medio Bristol modificado (Bold, 1949).

-Fijación, infiltración y corte:

Porciones de aproximadamente 2 mm de diámetro de cada una de las matas se fijaron con tetróxido de osmio al 4% y fueron incluidas en resina sintética Epon para efectuar los cortes con ultramicrótomo (Mercer & Birbeck, 1974; Bozzola & Russell, 1992).

-Tinción y observación al MET:

Los cortes se tiñeron con acetato de uranilo 2% y citrato de plomo (Reynolds, 1961) y se montaron sobre grillas de cobre.

Las observaciones y fotografías con microscopía electrónica de transmisión se realizaron utilizando un equipo Jeol 1200 EX II perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA).

RESULTADOS

-Resultados taxonómicos:
Cyanophyta
Hormogonales
Oscillatoriaceae

Oscillatoria acuta Bruhl et Biwas

Indian Bark Algae, J. Dept. Sci. Calcuta Univ. 5: 3, pl. 1, Fig. 6a y b, 1922; Geitler Kryptogamenflora, 978, 1932.
Icon.: Fig. 2(1); Fig. 3(1-3).

Tricomas solitarios o en agregados usualmente derechos, no constrictos en las paredes transversales y enangostándose hacia los extremos.

Célula apical curvada más o menos recta, ápice sin caliptra.
DIMENSIONES: cél. veg.: 5,8-6,8 µm de diám. x 3,9-4,7 µm de long.
MATERIAL ESTUDIADO: ARGENTINA, Pcia. de Mendoza, termas de Cacheuta, 28/II/90, FERNANDEZ, 128 y 130 (UNSL); 24/VI/91, 151 (UNSL); Pcia. de Mendoza, termas de Puente del Inca, 28/II/90, FERNANDEZ, 132, 133, 134 y 135 (UNSL); 01/XII/91, 158 (UNSL); 29/XII/92, 174 (UNSL); 11/IV/93, 182 (UNSL); 25/IX/93; 190, 194 y 195 (UNSL); 22/X/94, 225 (UNSL); Pcia. de San Luis, termas de San Jerónimo, 26/IX/93, FERNANDEZ, 203 y 205 (UNSL).
DISTRIBUCION GEOGRAFICA: India, Argentina: Buenos Aires, Córdoba, Jujuy, Santa Cruz, Santiago del Estero, Mendoza (termas de Puente del Inca y Cacheuta) y San Luis (termas de San Jerónimo).

O. animalis Ag. ex Gomont

Agardh, Aufzählung, flora, 10; 632, 1827; Gomont, Monogr. Oscillariées, 227, pl. 7, fig. 13, 1892; Forti in De toni, Sylloge Algarum, 5: 178, 1907; Frémy, Myxo. d'Afr. Équat. Franc., 223, fig. 193, 1929; Geitler, Kryptogamenflora, 978, fig. 603a, 1932.
Icon.: Fig. 2(2); Fig. 3(4-5).

Talos formados por tricomas derechos, no constrictos en los tabiques transversales. Color azul-verdoso. Ligeramente atenuados en los ápices y levemente curvados. Células no granuladas en los tabiques transversales. Apices cónicos o agudos, no presentan caliptra, no capitados.
DIMENSIONES: cél. veg.: 3-5 µm de diám. x 1,6-5 µm de long.
MATERIAL ESTUDIADO: ARGENTINA, Pcia. de San Luis, termas de San Jerónimo, 19/XII/92, FERNANDEZ, 167 (UNSL); 11/IV/93, 187 (UNSL); 06/I/94, 208 (UNSL); 22/VI/94, 218 (UNSL); 08/II/95, 233 (UNSL); Pcia. de Mendoza, termas de Puente del Inca, 15/II/94, FERNANDEZ, 212 (UNSL).
DISTRIBUCION GEOGRAFICA: Europa, Africa, América del Norte (termas de Yellowstone), India, Argentina: Córdoba, Jujuy, Salta (termas del Sauce), Santa Cruz y San Luis (termas de San Jerónimo).

O. proteus Skuja

Zur Süsswasseralgenflora Burmas, Nov. Acta Reg. Soc. Upsal., ser IV, 14: 48, pl. 8, figs. 11-13, 1949.
Icon.: Fig. 2(3); Fig. 3(6-7).

Tricomas entre otras algas planctónicas, más o menos derechos, algunas veces curvados. Contenido de color azul-verdoso u oliváceo pálido. Presenta constricciones y gránulos en los tabiques transversales. Células más largas que anchas. Apices levemente atenuados y ligeramente curvados. Célula apical hemiesférica o cónica redondeada.
DIMENSIONES: cél. veg.: 6-7 µm de diám. x 2-4,5 µm de long.
Material estudiado: ARGENTINA, Pcia. de Mendoza, termas de Cacheuta, 01/XII/91, FERNANDEZ, 156 (UNSL); 20/XII/92, 173 (UNSL); 25/IX/93, 200 (UNSL); Pcia. de San Luis, termas de San Jerónimo, 06/I/94, FERNANDEZ, 209 y 210 (UNSL).
DISTRIBUCION GEOGRAFICA: India, Argentina: Buenos Aires y Mendoza (termas de Cacheuta) y San Luis (termas de San Jerónimo).
OBSERVACIONES: Se cita esta especie por primera vez para termas argentinas.

-Resultados ultraestructurales:

Oscillatoria acuta posee los tilacoides dispuestos en forma irregular y entre ellos se observan

inclusiones lipídicas y cuerpos cristalino-granulares limitados por membrana y organizados de manera característica (Fig. 3(1-3)). Los cuerpos cristalino-granulares fueron citados por Jensen (1978, 1985) y Fliesser & Jensen (1982) en los géneros *Nostoc*, *Anabaena*, *Gloeotrichia* y *Calothrix*. Estos autores postularon que son posibles depósitos de calcio en forma de calcita e hidroxiapatita.

En *O. animalis* la disposición tilacoidal es longitudinal (Fig. 3(4-5)) y en *O. proteus* es radial con inclusiones lipídicas intratilacoidales (Fig. 3(6-7)).

El método para la evaluación de patrones diferentes, tridimensionales, dentro de células de Cyanophyta usando procedimientos de reconstrucción computarizada (Nierz-Wicki-Bauer *et al.* 1983), representa probablemente una aproximación para clasificar distintos sistemas tilacoidales.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Es necesario destacar la inexistencia de aportes ficológicos termales en el centro-oeste de Argentina hasta el presente trabajo. *O. proteus* se cita por primera vez para termas argentinas.

En los estudios ultraestructurales realizados con M.E.T. en *Oscillatoria acuta*, *O. animalis* y *O. proteus*, se observó que la disposición de los tilacoides era característica y distinta en las tres especies.

Existen trabajos que indican, dentro de ciertos límites, una posible especificidad en el ordenamiento de los tilacoides; sobre esta base Komárek & Anagnostidis (1986) y Anagnostidis & Komárek (1988) proponen algunas transferencias a nivel genérico y específico. Pero como las observaciones con microscopio electrónico de transmisión en algas azul-verdosas son pocas en relación a la gran diversidad del grupo, consideramos que se requieren más estudios antes de realizar generalizaciones.

Por otro lado, algunos autores como Van Eykelenburg (1979, 1980) y Couté (1985) señalan la influencia del hábitat como determinante en los diferentes patrones ultraestructurales y es sobre la base de esta última hipótesis que nos hemos apoyado para mantener, por el momento, el criterio taxonómico tradicional morfológico-estructural de Geitler (1932) y Desikachary (1959).

La diferente disposición de los tilacoides en las 3 especies estudiadas podrían tener relación con el hábitat en el cual cada una de ellas se encuentra. Es así como *O. acuta*, proveniente de Puente del Inca, presenta los tilacoides dispuestos desordenadamente, lo que podría explicarse por el ambiente donde habita que es sombrío, con escasa luz solar. Esto se puede comparar con estudios realizados por Couté (1985) en dos especies de Cyanophyta cavernícolas calcificadas, *Geitleriana calcarea* Friedmann y *Scytonema julianum* Menglin, donde los tilacoides tampoco siguen una disposición determinada. Tanto *O. acuta* como estas dos últimas especies de Cyanophyta tienen habitats en lugares donde la incidencia de la luz solar es mínima.

Por otro lado, *O. proteus* y *O. animalis*, provenientes de Cacheuta y San Jerónimo respectivamente, se encuentran en habitats expuestos a la luz solar directa y sus tilacoides se hallan ordenados radialmente en la primera y longitudinalmente en la segunda.

En *O. acuta* se observó la presencia de cuerpos cristalino-granulares. La aparición de estos cuerpos acumuladores de calcio podría ser consecuencia del típico hábitat calcáreo de Puente del Inca. No obstante, sería necesario continuar con estos estudios para confirmar si el origen de los mismos es realmente consecuencia de este tipo de ambiente.

BIBLIOGRAFIA

ANAGNOSTIDIS, K. & J. KOMAREK. 1988. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 3-Oscillatoriales. Arch. Hydrobiol. Suppl. 80 (1-4). Algol. Stud. (50-53): 327-472.

BOLD, H. C. 1949. The morphology of *Chlamydomonas chlamydogama* sp. nov. Bull. Torrey Bot. Club. 76:101-108.

BOZZOLA, J. & L. RUSSELL. 1992. Electron microscopy. Jones and Bartlett Publishers, 323. London.

CABRERA, A. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas, en Parodi, R. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, 2da. ed., fascículo 2 (1): 85 , Bs. As., Acme.

COUTE, A. 1985. Essai préliminaire de comparaison de deux Cyanophycées cavernicoles calcifiées: *Geitleira calcarea* Friedmann et *Scytonema julianum* Meneghini. Arch. Hydrobiol. Suppl. 71, 1/1: 91-98.

DESIKACHARY, T.V. 1959. Cyanophyta. ICAR

Monographs on Algae, 686 pp. New Delhi.

FERNANDEZ BELMONTE, M. C. 1996. Algas termales del centro-oeste de la Argentina. Tesis doctoral. 240pp. Universidad Nacional de San Luis, Facultad de Química, Bioquímica y Farmacia. San Luis, Argentina. Inédito

FERNANDEZ, M. C. & S. VIGNA. 1993. Contribución al estudio de las algas termales en la Argentina. Bol. Soc. Argent. Bot. 29 (3-4): 153-158.

FLIESSER, S. & T. JENSEN. 1982. Observation on the fine structure of isolates of the blue-green bacteria Calothrix, Fremyella and Gloeotrichia. Cytobios 33: 203-222 .

GEITLER, L. 1932. Cyanophyceae. En: Rabenhorst´s Kryptogamen flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz 14:1-196. Akad. Verlagsges., Leipzig.

GUARRERA, S.A. 1961. Algas termales de la Pcia. de Salta (República Argentina). Bol. Soc. Argent. Bot. IX:179-190.

JENSEN, T. 1978. Paracrystalline inclusions in various isolates of the blue-green bacteria Nostoc and Anabaena. Cytobios 22: 179-190.

——1985. Cell inclusions in the Cyanobacteria. Arch. Hydrobiol. Suppl. 71, 1/2: 33-73 .

KOMAREK, J. & K. ANAGNOSTIDIS. 1986. Modern approach to the classificationn system of Cyanophytes 2. Chroococcales. Arch. Hydrobiol. Suppl. 73, Algological Studies 43: 157-226.

LACOSTE, E.; N. MAIDANA & M. S. VIGNA. 1983. Algas de las termas de Domuyo. Lilloa 36(1):159-162.

MERCER, E. & M. BIRBECK. 1974. Manual de microscopía electrónica para biólogos. Editorial Blume. 236pp. Madrid, España.

NIERZ-WICKI-BAUERS, S.; D. BALWILL & S. STEVENS. 1983. Use of a computer-aided reconstruction system to examine the three dimensional architecture of Cyanobacteria. J. Ultrastr. Res. 84: 73-82 .

REYNOLDS, E. 1961. Electron microscopy technics. J. Cell. Biol. 17, 209-215.

VAN EYKELENBURG, C. 1979. The ultrastructure of *Spirulina platensis* in relation to temperature and light intensity. A. Leeuwenhoek J. Microbiol. 45:369-390.

——1980. Ecophysiological studies on *Spirulina platensis*. Effect of temperature, light intensity and nitrate concentration on growth and ultraestructure. A. Leeuwenhoel. J. Microbiol. 46:113-128.

Fecha de publicación: 30 de junio de 1999.

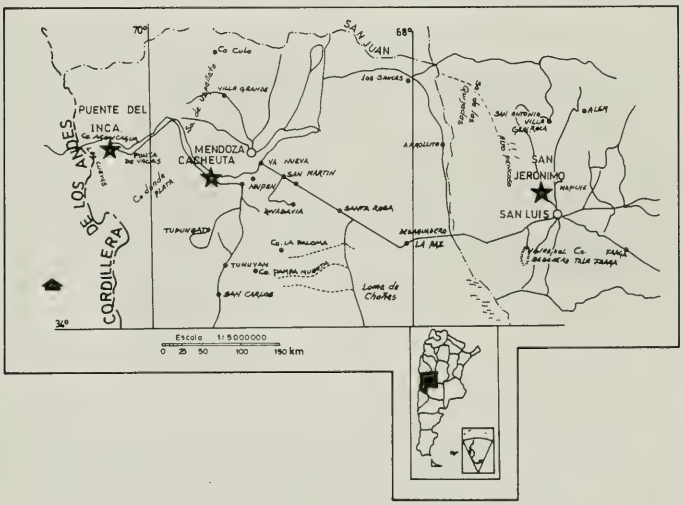


FIG. 1: Mapa de ubicación geográfica de las áreas muestreadas: Puente del Inca y Cacheuta (Mendoza) y San Jerónimo (San Luis).

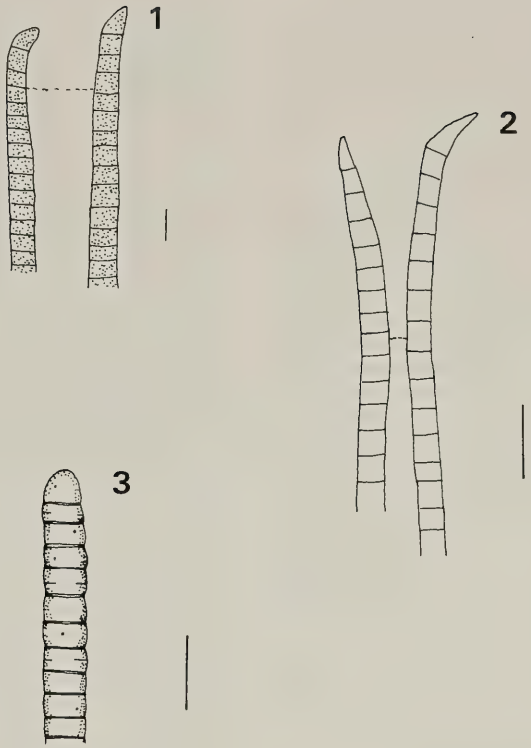


FIG. 2: Aspecto general; 1: *Oscillatoria acuta*; 2: *Oscillatoria animalis*; 3: *Oscillatoria proteus*. Las escalas corresponden a 10 µm.

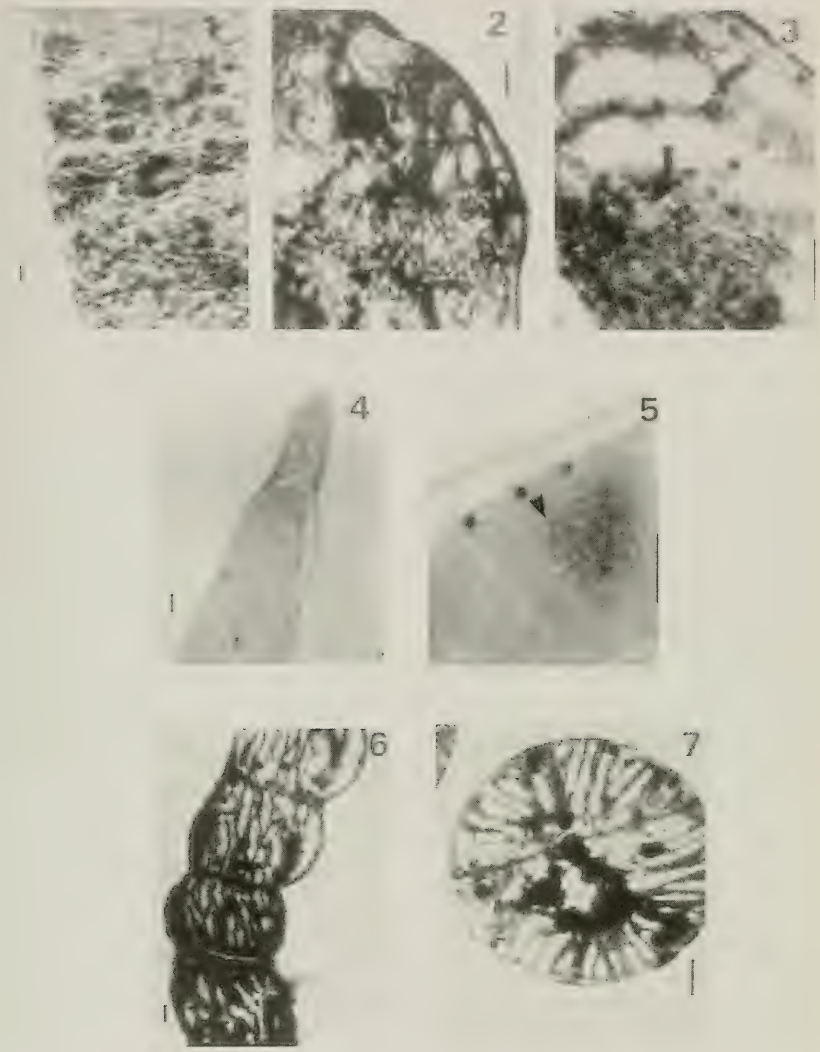


FIG. 3: *Oscillatoria acuta* (termas de Puente del Inca): 1: corte longitudinal de un filamento, 10.000 x; 2: corte transversal de un filamento donde se observa la disposición irregular de los tilacoides, 20.000 x; 3: corte transversal donde se visualizan cuerpos cristalino-granulares e inclusiones lípidas, 40.000 x; *Oscillatoria animalis* (termas de San Jerónimo): 4: corte longitudinal de un filamento, 10.000 x; 5: detalle de la disposición ordenada (longitudinal) de los tilacoides y ficobilisomas (▼), 40.000 x; *Oscillatoria proteus* (termas de Cacheuta): 6: corte longitudinal de un filamento, 10.000 x; 7: corte transversal de un filamento donde se visualiza la disposición radial de los tilacoides, 20.000 x. Las escalas corresponden a 1 µm.

Gayana Bot. 56(1): 31-37, 1999 ISSN 0016-5301

BREEDING SYSTEMS OF TWO ENDEMIC RAINFOREST SPECIES IN SOUTHERN CHILE: *AMOMYRTUS MELI* (PHIL.) LEGR. ET KAUS. (MYRTACEAE) AND *LUZURIAGA POLYPHYLLA* (HOOK.) MACBR. (PHILESIACEAE)

SISTEMA REPRODUCTIVO DE DOS ESPECIES ENDEMICAS DEL BOSQUE LLUVIOSO DEL SUR DE CHILE: AMOMYRTUS MELI *(PHIL.) LEGR. ET KAUS. (MYRTACEAE) Y* LUZURIAGA POLYPHYLLA *(HOOK.) MACBR. (PHILESIACEAE)*

Mary T. Kalin Arroyo* & Ana María Humaña*

ABSTRACT

Experimental hand self- and cross-pollinations, spontaneous selfing trials and emasculation tests to detect compatibility status, selfing capacity and agamospermy, along with natural fruiting levels were undertaken in the rainforests of Chiloé, 42°S on *Amomyrtus meli* (Myrtaceae), endemic to Chile and belonging to a genus endemic to temperate southern South America, and on *Luzuriaga polyphylla* (Philesiaceae), endemic to Chile and belonging to a small genus of Gondwanan distribution. *Amomyrtus meli* is genetically self-compatible and non-agamospermous. Natural pollination fruit set was statistically indistinguishable from hand cross-pollination and hand self-pollination fruit set. This is the second record of genetic self-compatiblity in *Amomyrtus*, confirming that the entire genus is self-compatible. Self-compatibility in *Amomyrtus* contrasts with presence of genetic self-incompatibility in other genera of Myrtaceae (*Luma* and *Myrceugenia*) in the temperate rainforest of southern South America. *Luzuriaga polyphylla* is strongly self-incompatible and non-agamospermous. Natural pollination fruit set was statistically indistinguishable from hand cross-pollination fruit set, indicating efficient pollination in the rain forest of Chiloé. Self-incompatibility in *L. polyphylla* constitutes a second report of this breeding system among South American species of the genus, where *L. radicans* has also been reported as self-incompatible, and adds another species to the growing list of obligately outbred species among woody and semi-woody elements in the rainforest flora of southern South America.

KEYWORDS: *Amomyrtus meli*, *Luzuriaga polyphylla*, Myrtaceae, Philesiaceae, genetic self-compatibility, genetic self-incompatibility, endemic species of Chile, rainforest, Chile.

* Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile. E-mail: southern@abello.dic.uchile.cl

RESUMEN

Se dan a conocer los resultados de pruebas de autopolinización manual, polinización cruzada manual, autopolinización automática y emasculación, para la detección del tipo de compatibilidad, autogamia y agamospermia en *Amomyrtus meli* (Myrtaceae), especie del bosque lluvioso, endémica de Chile, y perteneciente al género sudamericano austral endémico, y en *Luzuriaga polyphylla* (Philesiaceae), especie endémica a Chile y perteneciente a un género de distribución Gondwanica. *Amomyrtus meli* es genéticamente autocompatible. La producción de frutos mediante la polinización natural es estadísticamente indistinguible del nivel de fructificación obtenido por polinización cruzada manual y autopolinización manual. El registro de autocompatibilidad genética en *A. meli* constituye el segundo de este sistema de reproducción para el género, confirmando que la autocompatibilidad es característica a nivel genérico. La autocompatibilidad genética en el género *Amomyrtus* contrasta con la presencia de autoincompatibilidad genética en otros géneros de la familia Myrtaceae (*Luma* and *Myrceugenia*) del bosque lluvioso del sur de Sudamérica. *Luzuriaga polyphylla* es altamente autoincompatible y no presenta agamospermia. La producción de frutos mediante la polinización natural es estadísticamente indistinguible al nivel de fructificación obtenido mediante la polinización manual cruzada, indicando un sistema de polinización muy eficiente en esta especie en los bosques de Chiloé. La presencia de autoincompatibilidad genética en *L. polyphylla* constituye el segundo registro de este sistema de reproducción entre las especies sudamericanas del género, donde *L. radicans* fue recientemente documentada como genéticamente autoincompatible. Con el presente trabajo se agrega otra especie genéticamente incompatible a la lista creciente de especies exógamas entre los elementos leñosos y semi leñosos de los bosques lluviosos del sur de Sudamérica.

PALABRAS CLAVES: *Amomyrtus meli*, *Luzuriaga polyphylla*, Myrtaceae, Philesiaceae, autocompatibilidad genética, autoincompatibilidad genética, especies endémicas de Chile, bosque lluvioso, Chile.

INTRODUCTION

The question as to whether genetic self-incompatibility is basal to the angiosperms and or has evolved on several different occasions within different angiosperm lineages is still an open one (Weller *et al.*, 1995). The answer to this crucial question in angiosperm evolution requires better knowledge of the distribution of self-incompatibility at the generic and familiar levels. Particularly critical, are studies in woody species, vines and long-lived perennial species where self-incompatibility tends to be more frequent (Arroyo & Squeo, 1990 a and b; Arroyo & Uslar, 1993). However, because species in these life forms must usually be studied in field populations, they tend to garner less attention. In this paper we report the results of experimental tests to detect genetic self-incompatibility in *Amomyrtus meli* (Phil.) Legr. et Kaus. (Myrtaceae) and *Luzuriaga polyphylla* (Hook.) Macbr. (Philesiaceae) inhabiting the rainforests of Chiloé, Chile. In both of these two small genera, other species have already been tested for self-incompatibility (Riveros *et al.*, 1996).

Amomyrtus meli (Phil.) Legr. et Kaus. is a large rainforest tree to 20 m tall occurring from Arauco to Chiloé. The genus *Amomyrtus* (Burret) Legr. et Kaus, (Myrtaceae), comprising two species, is endemic to southern South America (Arroyo *et al.*, 1996). *Amomyrtus luma* (Mol.) Legr. et Kaus., the second species, is a shrub or tree occurring in humid forest habitats from Maule to Aysen in Chile, and Neuquén to Chubut in the Andes of Argentina. Both species of *Amomyrtus* have large white flowers with copious pollen, and fleshy black fruits (Landrum, 1988). Flowers of *A. luma* are known to be visited by Hymenoptera (Halictidae) and Diptera (Syrphidae) (Riveros *et al.*, 1991). Although the ovaries of these species contain numerous ovules, mature fruits normally contain 1-3 large seeds, 4-6 mm long, these being larger in *A. meli.* Riveros et al. (1996) recently reported the presence genetic self-compatibility in *Amomyrtus luma* based on work in the Valdivian rainforest, 40°S, Chile. It is of special interest, thus, to determine whether self-incompability characterizes *A. meli. Amomyrtus meli*, unlike the *A. luma*, is strictly endemic to Chile.

Luzuriaga polyphylla (Hook.) Macbr. is a high-climbing semi-woody epiphytic species with large solitary flowers containing small amounts of nectar and with fleshy fruits. *Luzuriaga* is a small monocotyledonous genus of Gondwanan distribution containing 4 species (Rodríguez & Marticorena, 1987; Arroyo & Leuenberger, 1988; Arroyo *et al.*, 1996). *Luzuriaga polyphylla* is endemic to Chile where it occurs from 0-800 m elevation in Regions VIII to IX (Rodríguez & Marticorena, 1987), being especially abundant in rainforest on the Coast Range from Valdivia south. Riveros *et al.* (1996) recently reported genetic self-incompatibility in *Luzuriaga radicans* based on work in the Valdivian rainforest, 40°S, Chile. Nothing is known about the breeding system of *L. parviflora* (Hook. f.) R. et P. distributed in New Zealand (Rodríguez & Marticorena, 1987).

MATERIALS AND METHODS

Tests on Amomyrtus meli were conducted during November, 1997 at the Estación Biológica "Senda Darwin", Chiloé (42°S). Tests on *Luzuriaga polyphylla* were conducted over the period October 1997- January 1998 at the same locality. Here both species occur in perhumid rainforest zone (Arroyo *et al.*, 1996) along with *Podocarpus nubigena*, *Saxegothaea conspicua*, *Weinmannia trichosperma*, *Caldcluvia paniculata*, *Myrceugenia planipes* and *Tepualia stipularis* as the main tree species. Opaque-white-flowered *Luzuriaga polyphylla* grows on living trunks about 1-2 m from ground level. Annual precipitation at Pudeto, located close to Senda Darwin is 1.809 mm; mean annual temperature is 11°C (Hajek & Di Castri, 1975).

To investigate the breeding system, hand self-pollinations, hand cross-pollinations, spontaneous selfing trials and emasculations without further pollination were conducted on plants growing in the field previously bagged at the flower bud stage in white organdy pollination bags. Each test was conducted on several different individuals growing at the same location. Pollinations on *Luzuriaga polyphylla* were spread over a period of 15 days; those on *Amomyrtus meli* over 20 days. Over these same periods, to evaluate the efficiency of the pollination system, additional unbagged flowers on both species were marked and assessed for fruit set so as to compare the level of fruiting under natural conditions of pollination

to that obtained under hand cross-pollination. For self-pollination, pollen from the same flower or from other flowers on the same individual was used. For cross-pollination, fresh pollen was collected from individuals located distant from the test plant, and transported immediately to the receptive stigmas of bagged flowers. Each flower was pollinated on three separate occasions so as to increase the likelihood of encountering the stigmas at their maximum period of receptivity and of obtaining physiologically maximal fruit and seed sets. All pollinations were carried in the early afternoon when temperatures were warmer and the flowers were fully open. Following marking, all manipulated flowers were immediately rebagged. Complete fruit maturation in *Luzuriaga polyphylla* in Chiloé requires around 8-9 months (Smith-Ramírez & Armesto, 1994). Long fruit maturation periods have also been described in *L. marginata* (Arroyo & Leuenberger, 1988) and would appear to be characteristic of the genus. In order to avoid loss of fruits in the experimental crosses and other tests due to autumn and winter storm damage, we harvested fruits of this species in late summer as they began to mature. Fruit maturation in *Amomyrtus meli* occurs over the period December to April (Smith-Ramírez & Armesto, 1994). For our experiments, fruits were harvested in April, 1998. In both species pollination bags were retained on the plants until the time of fruit collection, so as to prevent fruit loss through the action of the biotic dispersal agents (Armesto *et al.*, 1987) and facilitate capture of any mature fruits that potentially could have fallen by the time of fruit harvest. Fruits of *Luzuriaga polyphylla* tend to fall easily with any disturbance.

RESULTS AND DISCUSSION

Under hand self-pollination 13.5% of the flowers of *Amomyrtus meli* produced fruits, in comparison with 24.3% under hand cross-pollination. In the spontaneously selfing trials, 10.5% of the tested flowers produced fruits (Table I). Cross-pollination and self-pollination fruit set for *A. meli* (G_{adj} = 2.234; NS) were not significantly different, as was the case for self-pollination and spontaneous self-pollination (G_{adj} = 0.269; NS). Cross-pollination fruit set was significantly higher than spontaneous self-pollination fruit set (G_{adj} = 5.415; $p<0.05$). The ISI (measure of degree of self-incompatibility fluctuating between 0 and 1; 0 = full self-incompatibility; 1 = full compatibility - see Ruiz & Arroyo, 1978) for *A. meli* is 0.50, which is well above the value of 0.2 used by convention to differentiate between self-incompatible and self-compatible species (c.f. Arroyo & Squeo, 1990b). *Amomyrtus meli* thus is classed as a self-compatible species, although clearly, the level of compatibility is only moderate.

Only 3.5% of the hand self-pollinated flowers of *Luzuriaga polyphylla* produced fruit (Table II). In the spontaneously selfing trials, no flowers produced fruits, as was the case for emasculated flowers (Table II). In contrast, 58.5% of hand pollinated cross-pollinated flowers produced fruits, a proportion that is much higher than with hand self-pollination. These results give an ISI value of 0.026, which is well below the cut-off value of 0.2 and allow the conclusion of a high level of genetic self-incompatibility in *Luzuriaga polyphylla.*

Natural fruit production in *Amomyrtus meli* was moderate (Table III), but not significantly different from that in any of the experimental treatments (G_{adj} = 1.696; NS; (spontaneous selfing); G_{adj} = 0.519; NS (hand self-pollination); G_{adj} = 0.413, NS (hand cross pollination)). Therefore the fruits produced under natural conditions of pollination in *Amomyrtus meli* could have been derived from spontaneous intra-flower self-polllination or geitonogamy (self-pollination as a result of pollen transference among flowers of the same individual) or cross-pollination. Mostly likely natural pollination fruit set is derived from all types of pollination.

Natural fruit production in unbagged flowers of *Luzuriaga polyphylla* was surprisingly high (Table IV) for a strongly self-incompatible species and not significantly different (G_{adj} = 1.46; NS) from that obtained under hand-pollination in which all stigmas were artificially pollinated, suggesting high efficiency of the natural pollination system. Seed number per fruit was somewhat higher in naturally pollinated flowers than in hand cross-pollinated flowers (t (d.f. = 80) = 5.598; $p < 0.001$) (Table IV). This last situation is commonly encountered in field pollination tests (c.f. Arroyo & Squeo, 1990a) where, in spite of repeated pollinations, it is difficult to

assure the exact timing of maximum stigma receptivity. As an aside, it should be noted that mature fruits of *L. polyphylla* are greenish at maturity in Chiloé (Armesto *et al.*, 1987). Hoffmann (1982) illustrates the fruits of *L. polyphylla* as greenish-yellow. Rodríguez & Marticorena (1987) describe the fruits of *L. polyphylla* as reddish-orange. Evidently more work is needed to define fruit colours in the South American species of *Luzuriaga*. The high level of genetic self-incompatibility demonstrated in *Luzuriaga polyphylla* highlights its dependence upon external pollinating agents. Riveros *et al.* (1991) reported that flowers of *L. radicans* are visited by halictid bees in Parque Nacional Puyehue, 40°S, and flowers of *L. marginata*, a species closely related to *L. polyphylla* (Rodríguez & Marticorena, 1987), are reported to be sweetly fragrant (Arroyo & Leuenberger, 1988), also suggesting bee pollination. Unfortunately nothing is presently known about the pollination biology of *L. polyphylla*. We failed to observe pollinator activity on *L. polyphylla* while carrying out our crossing experiments. However, causal visits by *Bombus dalhbomi* to the very similar flowers of *L. radicans* were observed. *Bombus dahlbomi* is a common large bumblebee in the forests of Chiloé. Undoubtedly a detailed study of the pollination mechanisms of the three Chilean species, taking their wide latitudinal distributions into account, would prove very interesting.

The results reported here in conjunction with earlier work by Riveros *et al.* (1996) on *Amomyrtus luma* confirm that all extant species of the genus *Amomyrtus* are self-compatible. This is particularly interesting, since self-incompatibility has been found in *Myrceugenia* and *Luma* (Riveros *et al.*, 1996). Little is known about the relative phylogenetic positions of these three genera of Myrtaceae. The presence of self-compatibility in *Amomyrtus* could be indicative of a derived condition. The majority of woody species in the southern South American temperate rain forest are dioecious or genetically self-incompatible, as indeed is the case in other woody formations in general in Chile (Arroyo & Uslar, 1993; Riveros *et al.*, 1995, 1996; Castor *et al.*, 1996). *Amomyrtus* at the generic and specific level, is clearly an exception.

Demonstration of self-incompatibility in *Luzuriaga polyphylla*, a species with some degree of woodiness, is consistent with the strong representation of self-incompatibility and other outcrossing breeding systems such as dioecism among woody species in temperate forests in Chile (Arroyo & Uslar, 1993; Riveros *et al.*, 1995, 1996; Castor *et al.*, 1996) and adds another species to the long list of self-incompatible species in southern South American temperate rainforests. The presence of self-incompatibility in two South American species of *Luzuriaga* raises the question about the remaining two species of the genus, and especially New Zealand *L. parviflora*. In view of the disjunct distribution of the genus in New Zealand and southern South America, information on the breeding system of the latter species would be particularly welcome. Interestingly, and in contrast with what has been demonstrated in the Chilean flora (e.g. Arroyo & Squeo, 1990b; Arroyo & Uslar, 1993; Riveros *et al.*, 1995, 1996) self-incompatibility is known for a very limited number of species in the New Zealand flora, although as Webb & Kelly (1993) point out, the sample size for New Zealand is perhaps still too small for any convincing conclusions at this stage.

ACKNOWLEDGMENTS

Research supported by CONICYT Grant N°. 1950461 and an Endowed Chilean Presidential Science Appointment (Cátedra Presidencial de Ciencias -1997) (MTKA).

LITERATURE CITED

ARMESTO, J.J.; R. ROZZI, P. MIRANDA & C. SABAG. 1987. Plant/frugivore interactions in South American temperate forests. Revista Chilena Hist. Nat. 60: 321-336.

ARROYO, M.T.K & F. SQUEO. 1990a. Genetic self-incompatibility in the endemic Patagonian genus *Benthamiella* (Solanaceae). Gayana, Bot. 47: 51-55.

ARROYO, M.T. K. & F. SQUEO. 1990b. Relationship between plant breeding systems and pollination. In Kawano, S. (ed.), Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants, pages 205-227. Academic Press, London.

ARROYO, M.T.K. & P. USLAR. 1993. Breeding systems in a temperate mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. Bot. J. Linn. Soc. 111: 83-102.

ARROYO, M.T.K.; M. RIVEROS, A. PEÑALOZA, L. CAVIERES & A.M. FAGGI, 1996. Phytogeographic relationships and regional richness patterns of the cool temperate rainforest flora of southern South America. In Lawford, R.G.; P. Alaback & E.R.

Fuentes (eds.), High Latitude Rainforests of the West Coast of the Americas: Climate, Hydrology, Ecology, and Conservation, pages 134-172. Springer-Verlag, New York.

ARROYO, S.C. & B.E. LEUENBERGER. 1988. A note on *Luzuriaga marginata* (Philesiaceae) from Patagonia. Herbertia 44: 17-21.

CASTOR. C.; J. CUEVAS, M.T.K ARROYO, Z. RAFII, R. DODD & A. PEÑALOZA. 1996. Is *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic.-Ser. et Bizz. (Cupressaceae) from Chile and Argentina: monoecious or dioecious? Revista Chilena Hist. Nat. 69: 89-95.

HAJEK, E. & F. DI CASTRI. 1975. Bioclimatología de Chile. Dirección de Investigación, Universidad Católica de Chile, Santiago.

HOFFMANN, A. 1982. Flora Silvestre de Chile. Zona Austral. Ediciones Fundación Claudio Gay. 258 pages.

LANDRUM, L. R. 1988. The Myrtle family (Myrtaceae) in Chile. Proc. Calif. Acad. Sci. 45: 277-317.

RIVEROS, M.; A.M. HUMAÑA & D. LANFRANCO. 1991. Actividad de los polinizadores en el Parque Nacional Puyehue, X Región, Chile. Medio Ambiente 11: 5-12.

RIVEROS, M.; M. PAREDES, E. ROSAS, E. CARDENAS, J.J. ARMESTO & M.T.K ARROYO. 1995. Reproductive biology in species of the genus *Nothofagus*. Environm. Exp. Bot. 35: 519-524.

RIVEROS, M.; A.M. HUMAÑA & M.T.K. ARROYO. 1996. Sistemas de reproducción en especies del bosque valdiviano (40° Latitud Sur). Phyton (Buenos Aires) 58: 167-176.

RODRIGUEZ, R. & C. MARTICORENA. 1987. Las especies del género *Luzuriaga* R. et P. Gayana, Bot. 44: 3-15.

RUIZ, Z. T. & M.T.K. ARROYO. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. Biotropica 10: 221-230.

SMITH-RAMIREZ, Z C. & J.J. ARMESTO. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé: ecologies and climatic constraints. J. Ecol. 82: 353-365.

WEBB, C.J. & D. KELLY. 1993. The reproductive biology of the New Zealand flora. Trends Ecol. Evol. 8: 442-447.

WELLER, S.G.; M.J. DONOGHUE & D. CHARLESWORTH 1995. The evolution of self-incompatibility in flowering plants: A phylogenetic approach. In: Hoch, P. & A.G. Stephenson (eds.), Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics, 355-382 pp. Missouri Botanical Garden, St. Louis.

TABLE I. Results of controlled hand pollinations, spontaneous selfing trials and emasculation tests in *Amomyrtus meli* (Myrtaceae) in temperate rainforest in Chiloé.

Test	Plants	Flowers	Fruits			Mean Seeds/flower crossed
			N	Percent	Seed	
Self-pollinated	4	52	7	13.5	7	0.13
Cross-pollinated	5	70	17	24.3	19	0.27
Spontaneously self-pollinated	5	95	10	10.5	12	0.13
Emasculated	5	51	0	0	-	-

TABLE II. Results of controlled hand pollinations, spontaneous selfing trials and emasculation tests in *Luzuriaga polyphylla* (Philesiaceae) in temperate rainforest in Chiloé.

Test	Plants	Flowers	Fruits N	Fruits Percent	Fruits Seed	Mean Seeds/flower crossed
Self-pollinated	7	57	2	3.5	6	0.11
Cross-pollinated	3	53	31	58.5	225	4.25
Spontaneously self-pollinated	8	69	0	0	-	-
Emasculated	3	32	0	0	-	-

TABLE III. Comparison of natural fruit and seed set compared with controlled cross-pollination fruit and seed set in *Amomyrtus meli* in temperate rainforest in Chiloé. Cross pollination fruit set from Table I.

Test	Plants	Flowers	Fruits N	Fruits %	Mean seeds per fruit (SE)
Cross-pollination	5	70	17	24.3	1.1±0.08
Natural pollination	4	42	8	19.1	1.0±0

TABLE IV. Comparison of natural fruit and seed set compared with controlled cross-pollination fruit and seed set in *Luzuriaga polyphylla* in temperate rainforest in Chiloé. Cross pollination fruit set from Table II.

Test	Plants	Flowers	Fruits N	Fruits %	Mean seeds per fruit (SE)
Cross-pollination	3	53	31	58.5	7.26 (0.23)
Natural pollination	8	74	51	68.9	8.69 (0.33)

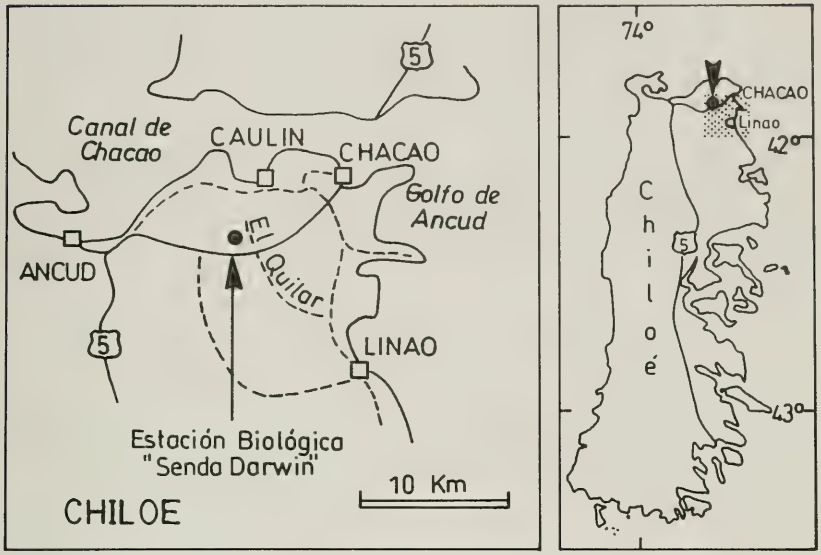


FIGURE 1. Location of "Senda Darwin" study site on the island of Chiloé.

Fecha de publicación: 30 de junio de 1999.

Gayana Bot. 56(1): 39-51, 1999 ISSN 0016-5301

TEMPORAL FLUCTUATION OF PHYTOPLANKTONIC CHLOROPHYLL *A* AND PRIMARY PRODUCTION IN A TURBID FLOODPLAIN LAKE OF THE RIVER PARANA (ARGENTINA)

FLUCTUACIONES TEMPORALES DE LA CLOROFILA A *Y DE LA PRODUCCION PRIMARIA FITOPLANCTONICA EN UNA LAGUNA TURBIA DE LA LLANURA DE INUNDACION DEL RIO PARANA (ARGENTINA)*

Irina Izaguirre* & Inés O'Farrell*

ABSTRACT

The seasonal pattern of vertical distribution of chlorophyll *a* and primary production was studied in a floodplain lake of the Lower Paraná River from May 1995 to May 1996. No stable stratification was observed during the study period for lake Montiel, a typical turbulent and shallow lake. Chlorophyll *a*, mainly regulated by the hydrological regime and by seasonal changes in temperature and light, attained concentrations which exceeded 10 µg l^{-1} during late spring and early summer. Severe dilution occurred during high water level periods while light limitation in the water column was observed for the driest periods due to sediment resuspension from the bottom. Gross primary production per unit area ranged from 0.114 g $m^{-2}h^{-1}$ to 1.235 g $m^{-2}h^{-1}$. In general, production sharply declined with depth because of light attenuation by suspended solids. Net production appeared to be limited by light penetration and by hydrological mechanisms which exerted a significant influence on the limnological parameters of the lake.

KEYWORDS: Floodplain lake, primary production, chlorophyll *a*, phytoplankton, Paraná River, Argentina.

RESUMEN

En el presente trabajo se analiza la variación estacional de la distribución vertical de clorofila *a* y de la producción primaria fitoplanctónica de una laguna de la llanura de inundación del Paraná Inferior. Los muestreos abarcaron un ciclo anual, entre mayo de 1995 y mayo de 1996. Debido a la frecuente mixis de las aguas, no se evidenció ninguna estratificación vertical estable. La concentración de clorofila *a* estuvo regulada principalmente por el régimen hidrológico y por las variaciones estacionales de luz y temperatura. Las máximas concentraciones fueron registradas hacia fines de la primavera y comienzos del verano, con valores superiores a 10 µg l^{-1}. En los períodos de aguas altas se observó una marcada dilución, mientras que en las fase de aguas bajas se evidenció cierta limitación por luz debido a la resuspensión de los sedimentos. La producción primaria bruta por área fluctuó entre 0.114 g m^{-2} h^{-1} y 1.235 g m^{-2} h^{-1}. En general se detectó una brusca disminución de la producción primaria en función de la profundidad debido a la gran cantidad de sólidos en suspensión. La producción neta de esta laguna estaría limitada por la disponibilidad de luz y por la dinámica hidrológica.

PALABRAS CLAVES: Laguna, llanura de inundación, producción primaria, clorofila *a*, fitoplancton, río Paraná, Argentina.

INTRODUCTION

The Paraná River hydrological regime regulates most of the floodplain lakes physical and chemical characteristics. Thus, the bioproductive mechanisms of the water bodies of the alluvial valley are also influenced by the hydrological fluctuations (Bonetto & Wais, 1987). As it was discussed by Junk *et al.* (1989), the flood pulse is considered to be the principal driving force for the existence, productivity and interactions of the biota in these ecosystems. Several studies on phytoplankton have been conducted in South American floodplain lakes (Bonetto *et al.*, 1994;

*Depto. Ciencias Biológicas, Facultad Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Buenos Aires. 1428 Buenos Aires, Argentina.

García de Emiliani, 1993; Zalocar de Domitrovic, 1990, 1992). Detailed studies on primary production of the different type of Amazonian waters were carried out by Schmidt (1976, 1982), Fisher (1978), Fisher *et al.* (1988), Fittkau *et al.* (1975) and Rai & Hill (1984). The Orinoco River, its tributaries and related lakes have been surveyed by Lewis (1988) and Lewis & Weibezahn (1976) originating comprehensive works on the energy flow of these systems. In contrast with the Amazon, the Paraná lakes were scarcely studied. Most investigations refer to the Paraná River on its Upper and Middle reaches and specially to its main channel (Bonetto *et al.*, 1979, 1982, 1983). In relation to the primary production of the floodplain shallow lakes, Perotti de Jorda (1977) carried out a study on phytoplankton biomass and production in Los Matadores pond (Middle Paraná). Later on, Carignan & Planas (1994) compared three approaches for the recognition of nutrient and light limitation of productivity in different lakes of the Paraná floodplain.

The Lower Paraná has a large floodplain, which extends over the left side of the river valley. The main course is divided into several channels enclosing a complex formation of low islands. The present study was conducted on a shallow and turbid lake located on the fringing floodplain opposite the city of Villa Constitución, Argentina (Lake Montiel).

The main objectives of this study were to determine the seasonal pattern of vertical distribution of chlorophyll *a*, gross primary production and community respiration in a floodplain lake of the Lower Paraná River and to evaluate factors controlling both processes.

STUDY SITE

The study was carried out in a floodplain shallow lake of the Lower Paraná River (Lake Montiel), which is located in the left margin of the main course (33°15'S; 60°30'W) (Fig. 1).

According to the classification proposed by Drago (1990), Lake Montiel can be considered as a typical pond with "indirect connection" to the river, since it is communicated with the River Paraná by a stream. Nevertheless during periods of high river discharge, its connection is direct. As other floodplain waterbodies of the Paraná, Lake Montiel has an alluvial origin, formed by a combination of erosion and sediment deposition. These lakes are annually filled during the rising water phase as a consequence of the river water inflow. At falling stages, the surplus pond water flows back into the river. The strong influence of the seasonal fluctuations of the Paraná level on the hydrological characteristics of the floodplain lakes has also been well documented by García de Emiliani (1993). Following Junk's criterion (1983), this kind of water body can be considered as intermediate between a closed lake as accumulating system and a river as a discharging one.

Lake Montiel has an area about 5.4 km^2, which is subject to a great variation due to the nature of this water body. Although the morphometric features of the lake have not been studied, observations carried out by Prefectura Naval Argentina from Villa Constitución (Santa Fe Province), establish that the maximum depth would be higher than 10 meters. The maximum depth at the incubation site for the study period varied between 3 and 6 meters.

METHODS

The study comprised one year of monthly samplings, between 24 May 1995 and 14 May 1996. A sampling site was established in the pelagic zone of the lake where depth was approximately 4-6 meters. Sample collections and incubations were performed at five depths, encompassing completely the euphotic zone of the lake at regular intervals from the surface up to a depth below Z_{secchi} x 3 level. Water samples at the different depths were obtained by means of a peristaltic pump. Water temperature, pH and conductivity were measured with Hanna HI 8314 and HI 8033 portable sensors, and transparency with a Secchi disk. Dissolved oxygen was estimated according to Winkler method (APHA, 1975); the titration end point was detected visually with starch indicator (precision ± 0.2 mgl^{-1}). Water samples for chemical analyses were also collected at each depth, and filtered through Whatman GF/F filters. Soluble reactive phosphorus (SRP) was analysed according to the stannous chloride method (APHA, 1975) and NO_3-N was determined following the spongy cadmium technique (Mackereth *et al.*, 1978). Total phosphorus (TP) was determined in non filtered samples after an acid digestion by the stannous chloride method.

Suspended solids concentrations were obtained filtering the water samples through predried glassfibre filters (Whatman GF/F); dry mass was determined according to APHA (1975).

Water samples for chlorophyll *a* analyses were also filtered through Whatman GF/F. Filters were stored at -20°C, and then pigments were extracted with hot ethanol (60-70°C). The extracts were centrifuged and chlorophyll *a* (corrected for phaeopigments) was measured by spectrophotometry before and after acidification with HCl (0.1 N). Chlorophyll *a* concentrations were calculated using the equations given by Marker *et al.* (1980).

Phytoplankton primary production was estimated by means of the oxygen light-dark bottle technique, following recommendations given by Dokulil (1984). Bottles were suspended by means of the dispositives proposed by Boltovskoy & Velez (1983/4), and incubated for 5-6 hours between 10:00/11:00 - 16:00/17:00 h. Incident irradiance was measured each half an hour during incubation with a quantum sensor (Photovolt Corp.). Average irradiance at each incubation depth was estimated assuming that at Secchi disk depth the irradiance is about 20% that of the surface (Golterman, 1975). Since the water level of lake Montiel is directly regulated by the discharge of the River Paraná, the daily records of the water level in the river at this point (Villa Constitución) recorded by Prefectura Naval Argentina were used.

Two way analyses of variance with physical and chemical variables were used to test the hypothesis of vertical homogeneity. Correlation analyses between biotic and abiotic variables were performed using Spearman's rank correlation procedure.

RESULTS

a) Physical and chemical features

The water level of the Paraná River at Villa Constitución varied between 1.45 and 3.86 meters. The flood peaks were registered in May 1995 and 1996, a minor increase was observed during November (Fig. 2).

The analyses of variance revealed that the mixing of the water column was complete, while significant differences were observed among the sampling dates ($p<0.001$).

Temperature ranged from 9.9 to 25.4°C. Differences among the five depths were usually less than 1°C, thus revealing the absence of a thermocline. Mean conductivity was of 100 µS cm^{-1} with the lowest figure in August 1995 (59.1 µS cm^{-1}) and maximum in November 1996 (173 µS cm^{-1}). Secchi transparency was low throughout the year varying between 15 and 48 cm. Transparency was least during drought periods and relatively high during the flooding season. Water level of the main course influenced the content of suspended solids in the lake, which on time determined the transparency values (Fig. 3). Light penetration profiles showed a significant light attenuation with depth as a consequence of the high content of suspended solids. In general terms, the mixing depth (Zm) exceeded 4-5 times the euphotic zone. Light penetration was influenced by river discharge, registering the highest $Z_{0.51K}$ during periods of high water level in the lake.

Soluble reactive phosphorus (SRP) concentrations were maximum in summer (> 50 µg l^{-1}), and exhibited the lowest values during high water periods. Total phosphorus (TP) ranged between 9 and 245 µg l^{-1} with a mean of 95.4 µg l^{-1}. In the same way as SRP, TP was strongly influenced by water level (Fig. 4). Nitrate ($N\text{-}NO_3$) mean concentrations for each sampling date ranged from 6.1 to 309.2 µg l^{-1} and averaged about 181.35 µg l^{-1}(Fig. 5). No seasonal pattern was observed.

b) Chlorophyll *a* and primary production measurements

Chlorophyll *a* concentrations were very low from May to August 1995 (less than 5 µg l^{-1}); from September on a clear increasing pattern was observed, reaching a maximum of 22.5 µg l^{-1} in November. Later on, concentrations decreased up to values similar to those registered at the beginning of the study (Fig. 6). Mean chlorophyll *a* and chlorophyll *a* per unit area were inversely correlated to river water level ($r = -0.66$, $p<0.01$ and $r = -0.49$, $p< 0.06$) due to the dilution effect. On the other hand, a direct correlation was found between mean chlorophyll *a* and temperature ($r = 0.56$, $p<0.05$) and with nutrients, being more significant the relation with TP ($r = 0.73$, $p<0.01$). Chlorophyll *a* shows an increasing trend with enhanced mean incident light (Fig. 7), revealed by a significant correlation ($r = 0.59$, $p< 0.05$). Mean gross primary production (GPP) for each

sampling date varied between 1085 and 133 µg O_2 $l^{-1}h^{-1}$, corresponding these values to May 1995 and May 1996 respectively. With the exception of the figures recorded for May 1995 and June 1995, mean GPP showed a temporal pattern similar to chlorophyll *a*, with a clear maximum in spring (Fig. 8). Mean community respiration (CR) was maximum in May 1995 during high water level (1910 µg O_2 $l^{-1}h^{-1}$), whereas the lowest value was registered at the beginning of August (8.6 µg O_2 $l^{-1}h^{-1}$). GPP per unit area ranged from 0.114 g O_2 $m^{-2}h^{-1}$ to 1.235 g O_2 $m^{-2}h^{-1}$, CR per unit area between 0.09 g O_2 $m^{-2}h^{-1}$ and 2.29 g O_2 $m^{-2}h^{-1}$ (Table I).

In general, maximum production was found at the surface or at the first 40 cm, declining sharply with depth because of light attenuation by suspended solids. Thus, GPP per unit area showed a significant correlation with $Z_{0.51K}$ ($r=-0.52$, $p<0.05$). Regarding the vertical profiles of GPP and CR for each sampling date (Fig. 9), in general NPP is confined to the first 40-60 cm depth.

The P:R ratio (GPP:CR) varied between 0.54 (May 1995) and 2.61 (July 1995), with an average of 1.47. The lowest figures coincided with periods of high river discharge and flooding.

The ratio of production per unit biomass of the producer (GPP: milligram of chlorophyll *a*) per unit time estimated for Lake Montiel showed relatively high values, probably due to the low pigment concentration found for some sampling dates. Since the oxygen technique is not so precise as the C_{14} method, in the estimation of the photosynthetic capacity we only consider data corresponding to dates when mean chlorophyll *a* was higher than 5 µg l^{-1}. Thus, figures ranged from 20 to 50 mg O_2 (mg chl *a*) h^{-1}. On the other hand, if the quotients are based on the NPP, their values varied from 11 to 42 mg O_2 (mg chl *a*) h^{-1}. Considering only these sampling dates, daily GPP per unit area varied between 1.14 and 3.65 g O_2 $m^{-2}day^{-1}$.

DISCUSSIONS AND CONCLUSIONS

Lake Montiel is a typical turbulent, turbid shallow lake lacking stable stratification. This was evidenced from the homogeneous distribution of physical and chemical parameters in the incubation profile. Suspended solid concentration, as well as Secchi disk values, were comparable to other turbid systems (Padisák & Dokulil, 1994; Yin *et al.*, 1996). Due to its direct connection with the Paraná River, water retention time is strongly influenced by river discharge. In this sense, Lake Montiel exhibits a similar behaviour as other floodplain lakes (Drago, 1990).

According to the nutrient concentrations and following Lee *et al.* (1981), the lake can be considered as eutrophic. In general terms, in lowland rivers with large catchment areas, the nutrient input from the watershed is likely to exceed the requirements of primary production (Descy *et al.*, 1987). The high TP figures registered during low water level periods are probably related to the resuspension of sediments from the bottom due to the shallowness of the lake. Soluble reactive phosphorus (SRP) and nitrate concentrations are within the range reported for another marginal lake of the Lower Paraná River (Bonetto *et al.,* 1994). In this study, the authors speculate that nitrogen limitation may occur in this system. In the same way, Carignan & Planas (1994) indicated that in some floodplain lakes surveyed in the Middle Paraná, planktonic primary production can be limited by nitrogen and/or light.

Algal growth, measured by means of chlorophyll *a*, is mainly regulated by the hydrological regime and seasonal changes in temperature and light. Thus, maximum chlorophyll *a* concentrations were registered for late spring and early summer with adequate light intensities and medium water levels. Moreover, the high nitrate concentrations which are related to the inputs from the river during the filling phase of the lake, may also explain the November chlorophyll *a* peak. The influence of the river discharge on phytoplankton development in the lake is evident during the high water phase when algal populations are severely diluted. During these periods the hydraulic retention time strongly decreases. In this sense, Van den Brink (1994) discussed the influence of the connectedness of the floodplain lakes to the main channel on the development of its plankton communities. The direct connection of Lake Montiel to the river during floods explains the fact that changes in phytoplankton abundance are immediate to the increase in water discharge. On the other hand, during the driest period (late summer), even though irradiance was high, pigment concentration was low due to light limitation by turbidity in the water column.

According to chlorophyll *a* concentrations, Lake Montiel could be characterised as a typical meso to eutrophic system, reaching values higher than 10 $\mu g\ l^{-1}$ in spring time. In general, our chlorophyll *a* values are higher than those reported for the Paraná River at its Upper reach (Thomaz *et al.*, 1992), and similar to those registered by Perotti de Jorda (1977) for a floodplain lake of the Middle Paraná. As Thomaz (1991) in Thomaz (1992) and Bonetto *et al.* (1969) referred to, phytoplankton in water bodies of the alluvial valley reaches substantial densities, with concomitant high chlorophyll *a* concentrations.

The vertical distribution of chlorophyll *a* in the euphotic zone is fairly homogeneous due to the continuous mixis of the lake. Contrarily, primary production shows a profile typical of turbid and eutrophic systems, where a sharp decline with depth occurs. The high turbidity limits the euphotic layer and condenses the productive zone to one meter or less. Only during periods of fairly high transparency, the net production exceeds the first meter. The same pattern was described by Perotti de Jorda (1977). Nevertheless, it is important to stress that in turbulent water bodies primary production incubation should simulate the algal transport by turbulent flow (Uehlinger, 1993).

As illustrated in Fig. 8, community production and respiration are regulated by the hydrological changes and by temperature. At the beginning of the study CR is enhanced after an important flood, probably by an increase of allochtonous matter and a consequent bacterial metabolism. Thus the lowest P:R quotient was observed at this moment. The important role of the organic matter from adjacent floodplains on the CR has been reported by Uehlinger (*op. cit.*). We hypothesise that the high GPP observed in spite of the low chlorophyll *a* values, could correspond to the picoplanktonic fraction. From June to October a net primary production was observed as a consequence of low CR in winter. In November, with a new water peak, CR increased and once again the P:R quotient was less than one. From December to March, GPP decreased following high turbidity. A second period of net production was observed when light conditions improved (March to May). Finally, with a new flooding period (May 1996) CR increased and a new heterotophic phase was observed. So, net production in this system seems to be limited by light penetration and by hydrological mechanisms which exert a significant influence on the limnological parameters of the lake. According to Talling (1971), net photosynthesis may be negative when the mixing depth exceeds 4-5 times the euphotic zone. This condition was repeatedly registered in Montiel Lake where turbulence together with the morphometric characteristics (shallowness, relatively short residence time) severely limit the euphotic zone. In general terms, and considering an annual cycle, net production of the whole water column is restricted to short periods. The suppression of production by low transparency has been observed throughout the Lower Orinoco System (Lewis, 1988).

The high values yielded when estimating the photosynthetic capacities, probably obey to the low sensibility of the oxygen technique for low chlorophyll *a* concentrations. Nevertheless, when higher pigment concentrations were registered the ratio of production per chlorophyll *a* showed elevated values. The high efficiencies observed are typical of turbid systems where light limitation is one of the main factors regulating phytoplankton growth.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was financially supported by the University of Buenos Aires (Argentina). The authors wish to thank Prefectura Naval Argentina for the logistic assistance during the field work.

REFERENCES

APHA.1975. Standard methods for the examination of water and wastewaters. American Public Health Association, Washington.

BOLTOVSKOY, D. & G. VELEZ. 1983/4. A simple and inexpensive device for rigging light and dark bottle castings. Acta Hidrobiol. 25/26(1):117-119.

BONETTO, A.A.; W. DIONI & C. PIGNALBERI. 1969. Limnological investigations on biotic communities in the Middle Paraná River Valley. Int. Vereinigung Theor. Limnol. Verh. 17:1035-1050.

BONETTO, A.A. & I. WAIS. 1987. Consideraciones sobre la incidencia del Valle Aluvial del río Paraná en la productividad biológica de sus aguas. Revista Mus. Argent. Ci. Nat. Bernardino Rivadavia, 6(8):53-59.

BONETTO, A.A.; Y. ZALOCAR & E.R. VALLEJOS. 1982. Contribución al conocimiento del fitoplancton del Paraná Medio. I. Ecosur 9(18):189-212.

BONETTO, C.A.; Y. ZALOCAR, P.M. CARO & E.R. VALLEJOS. 1979. Producción primaria del río Paraná en el área de su confluencia con el río Paraguay. Ecosur 6(12):207- 227.

BONETTO, C.A.; Y. ZALOCAR & E.R. VALLEJOS. 1983. Fitoplancton y producción primaria del río Alto Paraná (Argentina). Physis (Buenos Aires), 41(101):81-93.

BONETTO, C.A.; L. DE CABO, N. GABELLONE, A. VINOCUR, J. DONADELLI & F. UNREIN. 1994. Nutrient dynamics in the deltaic floodplain of the Lower Paraná River. Arch. Hydrobiol. 131(3):277-295.

DESCY, J.P.; P. SERVAIS, J.S. SMITZ, G. BILLEN & E. EVERBECQ. 1987. Phytoplankton biomass and production in the River Meuse (Belgium) Water Res. 21(12):1557-1566.

CARIGNAN, R. & D. PLANAS. 1994. Recognition of nutrient and light limitation in turbid mixed layers: Three approaches compared at the Paraná floodplain (Argentina). Limnol. & Oceanogr. 39(3):580-596.

DOKULIL, M. 1984. Metodología de medición de fotosíntesis en fitoplancton. En: Programa sobre el hombre y la biosfera, UNESCO. Embalses, fotosíntesis y productividad primaria. Universidad de Chile, p. 73-85.

DRAGO, E. C. 1990. Hydrological and geomorphological characteristics of the hydrosystem of the Middle Paraná River. Acta. Limnol. Brasil. 3: 907-930.

FISHER, T. R. 1978. Plâncton e produção primária em sistemas aquáticos da bacia da Amazônia Central. Supl. Acta Amazon. 8(4):43-54.

FISHER, T. R.; K.M. MORRISEY, P.R. CARLSON, L.F. ALVES & J.M. MELACK. 1988. Nitrate and ammonium uptake by plankton in an Amazon River floodplain lake. J. Plankt. Res. 10:7-29.

FITTKAU, E.J.; U. IRMLER, W.J. JUNK, F. REISS & G.W. SCHMIDT. 1975. Productivity, biomass and ecological population dynamics in Amazonian water bodies. In: F.B. Golley & E. Medina eds. Tropical Ecological systems. Springer, Berlin pp. 289-311.

GARCIA DE EMILIANI, M.O. 1993. Seasonal succession of phytoplankton in a lake of the Paraná River floodplain, Argentina. Hydrobiologia 264:101-114.

GOLTERMAN, H.L. 1975. Physiological limnology. Amsterdam. Elsevier, 489 p.

JUNK, W. J. 1983. Aquatic habitats in Amazonia. Environmentalist, 3: 24-34.

JUNK, W. J.; P.B. BAYLEY & R.E. SPARKS. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: D.P. Dodge, ed. Proceeding of the International Large River Symposium. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106, p.110-127.

LEE F.G.; R.A. JONES & W. RAST. 1981. Alternative approach to trophic state classification for water quality management.. Department of Civil Engineering, Colorado State University, Fort Collins, CO. Occational paper 66, 65p.

LEWIS, W.M. 1988. Primary production in the Orinoco River. Ecology 69(3):679-692.

LEWIS, W.M. & F.H. WEIBEZAHN. 1976. Chemistry, energy flow, and community structure in some Venezuelan fresh waters. Arch. Hydrobiol. Suppl. 50(2/3):145-207.

MACKERETH, F.; J. HIRON & J. TALLING. 1978. Water Analysis: some revised methods for limnologists. Freshwater Biol. Assoc. Sci. 36, 120 p.

MARKER, A.F.H.; C.A. CROWTHER & R.J.M. GUNN. 1980. Methanol and acetone as solvents for estimating chlorophyll *a* and phaeopigments by spectrophotometry. Ergerb. Limnol. 14:52-69.

PADISAK, J. & M. DOKULIL. 1994. Meroplankton dynamics in a saline, turbulent, turbid shallow lake (Neusiedlersee, Austria and Hungary). Hydrobiologia 289:23-42.

PEROTTI DE JORDA, N.M. 1977. Pigmentos y producción primaria en el Paraná Medio: laguna Los Matadores (Santa Fe, Argentina). Physis (Buenos Aires), 35(92):89-113.

RAI, H. & G. HILL. 1984. Primary production in the Amazonian aquatic ecosystem. In: H. Sioli ed., The Amazon. Limnology and landscape of a mighty tropical river and its basin. The Hague, W. Junk. pp. 311-335.

SCHMIDT, G.W. 1976. Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. IV. Primary production of phytoplankton in a Bay of the Lower Rio Negro (Amazonas, Brazil). Amazoniana 5: 517-528.

SCHMIDT, G.W. 1982. Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. V. Some investigations on the phytoplankton and its primary productivity in the clear water of the Lower Rio Tapajoz (Amazonas, Brazil). Amazoniana 7: 335-348.

TALLING, J.F. 1971. The underwater light climate as a controlling factor in the production ecology of freshwater phytoplankton. Mitt. Int. Vereinigung Theor. Angew. Limnol. 19:214-243.

THOMAZ, S.M.; M.C. ROBERTO, F.A. LANSAC TOHA, A.F. LIMA & F.A. ESTEVES. 1992. Características limnológicas de uma estação de amostragem do Alto Rio Paraná e outra do Baixo Rio Ivinheima (PR, MS-Brasil). Acta Limnol. Brasil. 4:32-51.

UEHLINGER, U. 1993. Primary production and respiration in the outlet of an eutrophic lake (River Glatt, Switzerland). Arch. Hydrobiol. 128(1):39-55.

VAN DEN BRINK, F.W.B.V.; M.M. KATWIJK & G. VEN DER VEDDE. 1994. Impact of hydrology on phyto- and zooplankton community composition in floodplain lakes along the Lower Rhine and Meuse. J. Plankt. Res. 16(4):351-373.

YIN, C.; Z. LAN & M. ZHAO. 1996. Factors limiting algal growth in eutrophic Chohu Lake, China. Mitt. Int. Vereinigung Theor. Angew. Limnol. 24:213-218.

ZALOCAR DE DOMITROVIC, Y. 1990. Efecto de las fluctuaciones del nivel hidrométrico sobre el fitoplancton en tres lagunas isleñas en el área de confluencia de los ríos Paraná y Paraguay. Ecosur 16: 13-29.

ZALOCAR DE DOMITROVIC, Y. 1992. Fitoplancton de ambientes inundables del Río Paraná (Argentina). Rev. Hydrobiol. Trop. 25(3): 177-188.

TABLE I: Gross primary production (GPP) and community respiration (CR) per unit area (g O_2 m^{-2} h^{-1}). GPP/CR rates and mean chlorophyll *a* (μg l^{-1}).

	GPP	CR	GPP/CR	Chlorophyll *a*
May 1995	1.235	2.295	0.54	1.16
June	0.546	0.211	2.59	1.74
July	0.452	0.173	2.61	4.21
September	0.207	0.134	1.54	8.04
October	0.282	0.139	2.03	6.82
November	0.325	0.471	0.69	12.48
December	0.365	0.381	0.96	9.87
March 1996	0.114	0.143	0.80	2.76
April	0.212	0.099	2.15	2.75
May	0.241	0.293	0.82	1.45

Fecha de publicación: 30 de junio de 1999.

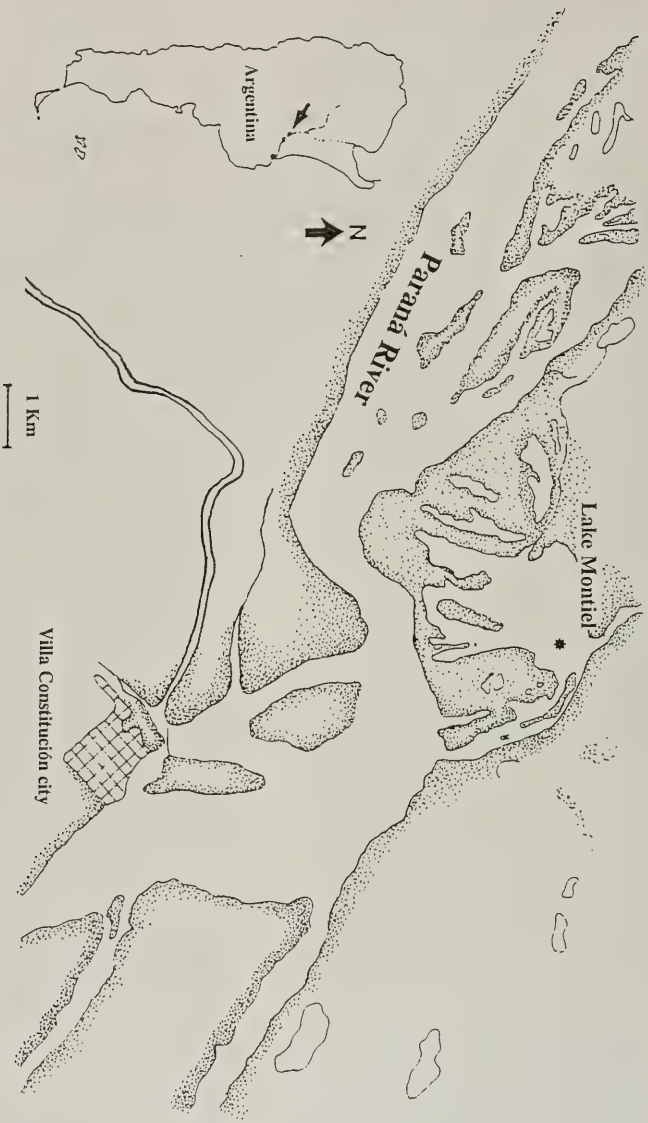


FIG. 1. Map of Lake Montiel indicating the sampling site.

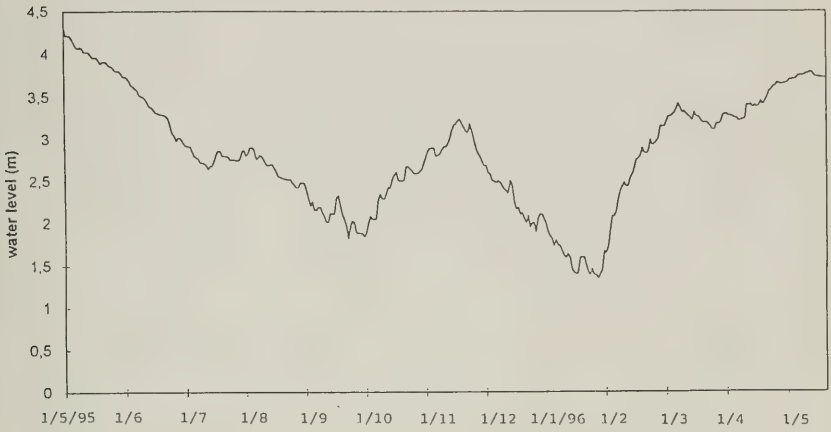


FIG. 2. Water level annual curve for the Paraná River at Villa Constitución.

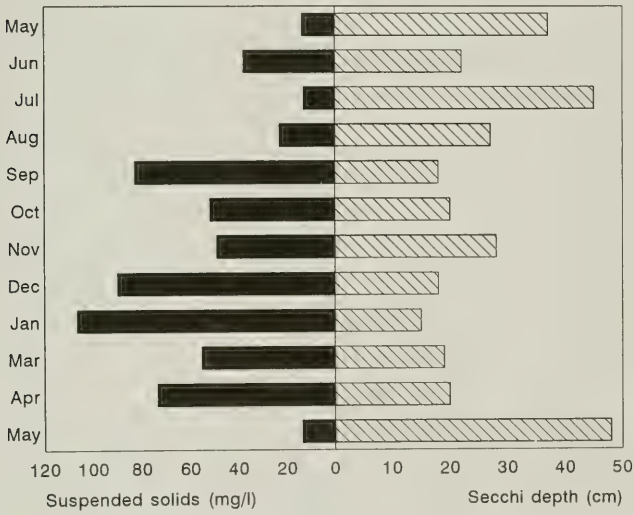


FIG. 3. Monthly fluctuation of the suspended solids concentration and the Secchi disk depth.

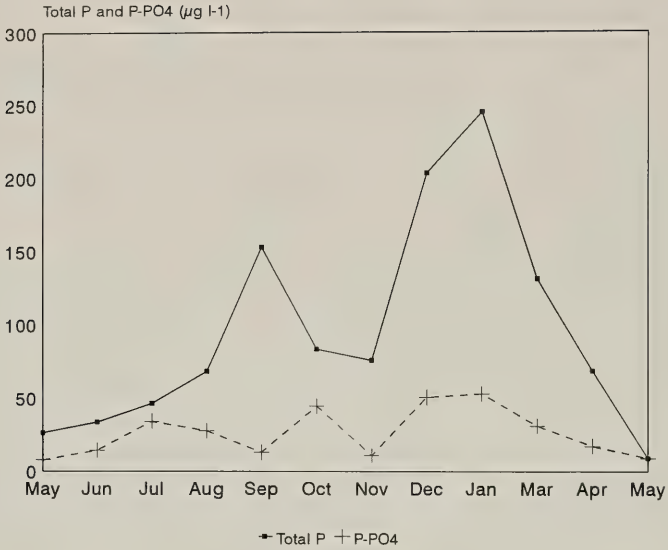


FIG. 4. Total and soluble reactive phosphorus concentrations corresponding to mean values of the water column for the study period.

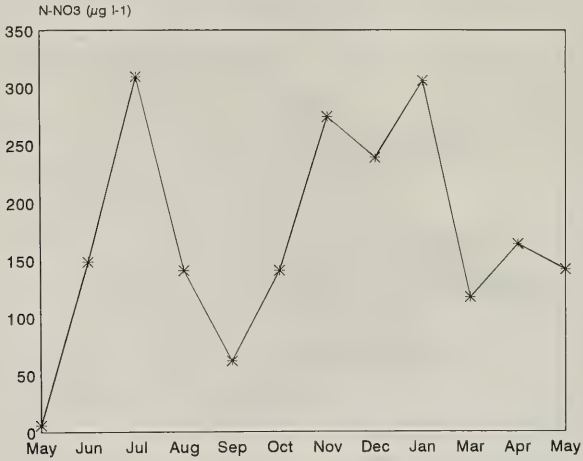


FIG. 5. Mean nitrate concentrations of the water column during the study period.

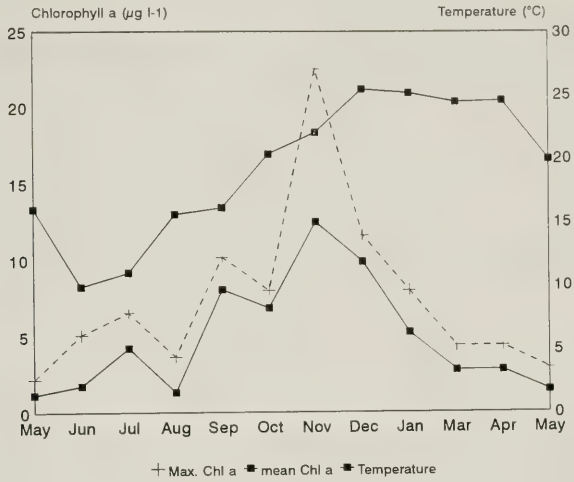


FIG. 6. Mean and maximum chlorophyll *a* concentrations and mean temperature of the incubation profile for each sampling date.

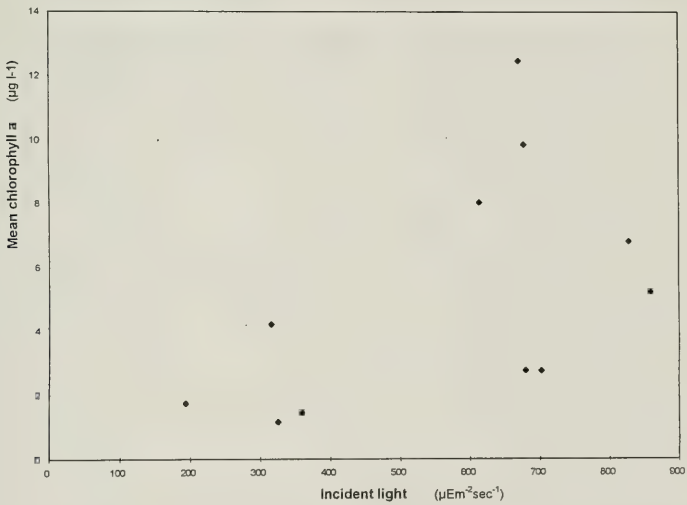


FIG. 7. Correlation between mean incident light and chlorophyll *a* concentrations during the study period.

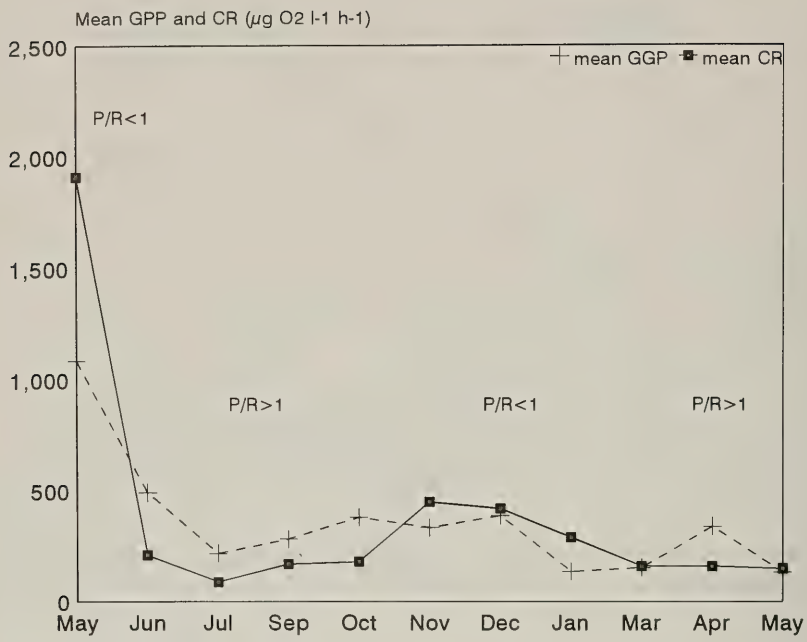


FIG. 8. Mean gross primary production and community respiration in Lake Montiel from May 1995 to May 1996.

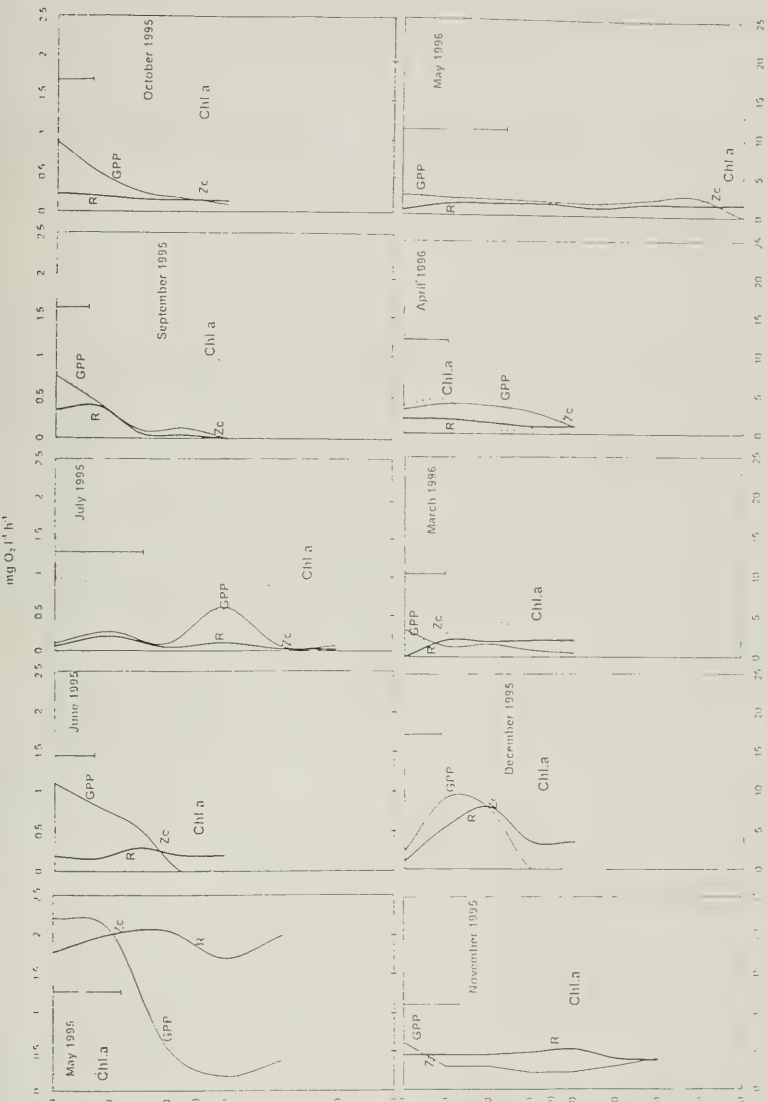


Fig. 9. Depth profiles of chlorophyll *a*, primary gross production and respiration of Lake Montiel. Secchi depth and the compensation depth (Zc) are indicated for each month.

Gayana Bot. 56(1): 53-62, 1999 ISSN 0016-5301

FLORA DE MACROFITOS Y BIOINDICADORES DEL LAGO BUDI (IX REGION, CHILE)

MACROPHYTES FLORA AND BIOINDICATORS OF THE BUDI LAKE (IX REGION, CHILE)

Enrique Hauenstein*, Marcos González*, Luis Leiva* y Lissette Falcón*

RESUMEN

El lago Budi, ubicado en la costa de la IX Región de La Araucanía, Chile, tiene gran importancia como refugio de fauna y para las comunidades mapuches ribereñas. Sus características de origen, salinidad y eutroficación lo hacen diferente al resto de los lagos de la región centro sur del país. Con el objeto de determinar la composición florística de esta albufera costera y la detección de macrófitos indicadores de contaminación orgánica, en diciembre de 1995 y enero de 1996 se realizaron colectas intensivas.Se determinaron 107 especies, que se distribuyen en 4 algas, 4 pteridófitos y 99 angiospermas, valores bastante superiores a los de otros lagos de la región. De éstas, 54 son nativas, 49 introducidas y 4 cosmopolitas. Las formas de vida más importantes son los hemicriptófitos, criptófitos y terófitos.A través de la flora se confirman los altos niveles de eutroficación y de perturbación antrópica del lugar.

PALABRAS CLAVES: Flora lacustre, plantas acuáticas, macrófitos, bioindicadores.

ABSTRACT

Lago Budi, a coastal lake in the "Araucanía" region of south-central Chile, is an important wildlife refuge, and is also used extensively by Mapuche native American communities. The origin, salinity and trophic status of Lago Budi set it apart from other lakes in south-central Chile. The lake vegetation was sampled intensively in December 1995 and January 1996, to determine floristic composition and assess bioindicators of organic pollution. 107 taxa were identified, comprising 4 algae, 4 pteridophytes and 99 angiosperms. This total is high compared to other lakes of the region. 54 species are native, 49 are exotic and 4 are cosmopolitan. The most important life forms are hemicryptophytes, cryptophytes and terophytes. Species composition is consistent with high levels of eutrophication and anthropic disturbance.

KEYWORDS: Lake flora, aquatic plants, macrophytes, bioindicators.

INTRODUCCION

Los macrófitos de aguas continentales representan algo más del 1% del total de la flora vascular mundial y constituyen un grupo biológicamente interesante por su alto grado de especialización y simpleza corporal; así también por el uso potencial que tienen, ya sea como alimento, fertilizante, producción de biogas, para el tratamiento de aguas servidas o como bioindicadores de condiciones límnicas (Ramírez *et al.*, 1982; Lakshman, 1987; Wolverton, 1987; Ederra, 1997).

Los estudios sobre este tipo de vegetales en Chile son relativamente escasos, en especial de cuerpos lacustres, destacando, entre otros, los trabajos de Edding (1977), Ramírez & San Martín (1984), Ramírez *et al.* (1987) y Hauenstein *et al.* (1993, 1996, 1998). Esto contrasta con lo que ocurre en otros países, donde se les otorga gran importancia, debido entre otras cosas, a los problemas que pueden ocasionar al embancar ríos y represas (Tur, 1977). Un ejemplo de este tipo en Chile, es lo que ocurre en Laguna Grande de San Pedro en Concepción, donde por efecto del crecimiento

*Facultad de Ciencias, Universidad Católica de Temuco. Casilla 15-D. Temuco, Chile. E-mail: ehauen@uctem.cl

desmedido de dos especies: *Egeria densa* Planch. y *Limnobium laevigatum* (H. et B. ex Willd.) Heine, se ha producido un paulatino embancamiento de sus riberas, creando serios problemas en el uso recreacional de ese cuerpo de agua dulce (Parra & Dellarossa, 1985; Parra, 1989).

Es importante destacar también el carácter de indicadoras de contaminación de muchas de estas plantas, por ejemplo, *Hydrocotyle ranunculoides* L. y *Limnobium laevigatum* crecen en ambientes fuertemente contaminados (Palma *et al.*,1978). Por el contrario, *Isoetes savatieri* Franchet se desarrolla sólo en aguas muy limpias (Ramírez *et al.*, 1982). Está también el caso de las Caráceas, grupo afín a las algas verdes, que son indicadoras de aguas pobres en fosfatos (Margalef, 1983).

En el caso particular de los lagos del sur de Chile, Campos (1984) los caracteriza como cuerpos de agua oligotróficos y por lo mismo pobres en nutrientes, factor que induce a que su vegetación sea escasa. Esta pobreza específica es probablemente el elemento que ha desincentivado la realización de estudios sistemáticos sobre su flora y vegetación, que permitan complementar los antecedentes que ya se poseen sobre las condiciones físicas y químicas de sus aguas, del fito y zooplancton, y de la macrofauna bentónica y pelágica de estos importantes cuerpos de agua de la región (Campos, 1991).

En el litoral de la IX Región de Chile, al poniente de la ciudad de Temuco, se ubica el lago Budi, el que junto a las zonas inundables aledañas ha sido declarado "zona libre de caza", ya que por concentrar la mayor diversidad y abundancia de avifauna de la región es un importante refugio de ésta. Otro aspecto importante de destacar de esta albufera costera es que a diferencia de los otros lagos de la región, denominados "araucanos" (Campos, 1984), éste es de aguas salobres, con un origen distinto y con altos niveles de eutroficación (Stuardo & Valdovinos, 1989). Esto último permite predecir que tanto la abundancia como la diversidad florística del Budi son diferentes al resto de los lagos de la región.

Por otra parte, dado el creciente aumento de fuentes contaminantes en los cuerpos de agua continentales, es de fundamental importancia encontrar mecanismos que permitan discriminar en forma rápida entre áreas contaminadas y no contaminadas. En relación a este tema, Tuffery (1979) señala que "las biocenosis acuáticas, que están sometidas a flujos contaminantes, pueden testimoniar con sus fluctuaciones la calidad físico-química de las aguas en las que habitan, sirviendo así como indicadores biológicos de la polución". Se señala que el valor indicador de las especies es un estado de la correlación que existe entre éstas y su ambiente, depende de la amplitud ecológica de la especie y de su respuesta ecofisiológica. Los valores pueden expresarse en números enteros o bien por medio de una palabra, definiendo gradientes ambientales o ciertas características del sitio (Klinka *et al.*, 1989).

Autores como Ellenberg (1974) y Klinka *et al.* (1989) han establecido catálogos con valores indicadores para diferentes factores ambientales, como luz, temperatura, humedad, pH y contenido de nitrógeno del suelo de cerca de 2000 especies de plantas vasculares del oeste de Europa central y de la Columbia Británica en Canadá. En nuestro país destaca el trabajo de Ramírez *et al.* (1991) en el cual se determina el valor indicador de 256 malezas del centro sur de Chile, para factores como temperatura, luz, pH, salinidad, contenido de nitrógeno y humedad del suelo, de acuerdo a las clases nominales propuestas por Ellenberg (1974).

En los sistemas lacustres de las regiones Novena y Décima se han utilizado macroinvertebrados bentónicos como bioindicadores (Lara *et al.*, 1993). Con respecto a la flora, ésta también puede ser un buen elemento para discernir en forma rápida en terreno, el grado de perturbación antrópica y de contaminación de un determinado lugar; así lo confirman estudios como los de Ramírez *et al.* (1991), San Martín & Hauenstein (1993) y Hauenstein *et al.* (1996, 1998).

Los objetivos del presente trabajo son: a) determinar la composición florística de las riberas del lago Budi, y b) determinar el grado de intervención antrópica y de contaminación orgánica de este lugar en base a macrófitos indicadores.

MATERIALES Y METODOS

El lago Budi (del mapudungun Fuhdi = salobre) se ubica aproximadamente a 85 km al poniente de la ciudad de Temuco, provincia de Cautín, IX Región de la Araucanía (38°52'S - 73°18'O), a una altitud aproximada de 5 m. Abarca una superficie de 70 km^2 y su profundidad máxima es de 8 m (Stuardo *et al.*, 1989). Su forma es bastante irregular, con contornos accidentados y numerosas islas (Fig. 1).

Según Stuardo & Valdovinos (1989) es una típica albufera o laguna costera de aguas saladas, mixo-polihalinas, cuya salinidad oscila entre 7,5 y 28 g/l, con características sólo comparables a los lagos Huillinco y Cucao, situados en la isla de Chiloé. Destacan su alto grado de eutroficación y su origen, diferente a todos los otros lagos de la región. En la actualidad destacan también la alta población mapuche que se concentra en sus riberas, junto con una alta diversidad y abundancia de avifauna. El área del Budi es señalada por Muñoz *et al.* (1996) como uno de los sitios prioritarios para la conservación de la diversidad biológica en la IX Región.

El área circundante presenta una fuerte antropización, con problemas graves de erosión, pérdida de la cubierta vegetal original, introducción de especies domésticas, uso intensivo del suelo, entre otros (Stuardo *et al.*, 1989; Saavedra, 1994). Esto la lleva a ser una de las zonas más deprimidas de la región y la que, según el INE (1993), ostenta el mayor índice de pobreza, analfabetismo y alcoholismo.

Según Di Castri & Hajek (1976) el clima del sector es oceánico con influencia mediterránea. Según Köeppen (1931) corresponde al tipo Cfb (templado húmedo de verano fresco). Su temperatura media anual es de 12°C y su precipitación media anual de 1553 mm (Fig. 1).

En los meses de abril y diciembre de 1995 y enero de 1996 se realizaron 4 excursiones al lugar, efectuándose colectas intensivas. Las especies colectadas quedaron depositadas en el herbario de la Facultad de Ciencias de la Universidad Católica de Temuco (UCT). Se muestrearon los siguientes sectores del lago: balsa Budi, puente Budi Chico, puente cruce Puaucho, balsadero Santa María, balsadero Huentén, Punta Mayai, puente Allipén, vega López, sector norte de Puerto Domínguez y sector El Temo (Fig. 1).

La clasificación, nomenclatura y origen fitogeográfico de las especies se basó en Marticorena & Quezada (1985) y Matthei (1995). Los nombres comunes en Muñoz (1966) y Hoffmann (1978, 1982). Las formas de vida en Ellenberg & Mueller-Dombois (1966) y para helófitos e hidrófitos en Ramírez *et al.* (1980) y Ramírez & Stegmeier (1982), respectivamente.

El grado de intervención antrópica se determinó en base a lo propuesto por Hauenstein *et al.* (1988), que consideran el origen fitogeográfico y las formas de vida de las plantas como elementos importantes a la hora de establecer el grado de perturbación de un lugar provocada por la acción del hombre; en otras palabras, la relación especies nativas versus introducidas permite apreciar la magnitud de la acción antropogénica.

La estimación de una eventual contaminación orgánica del lago, en este caso considerando sólo el factor nitrógeno, se basó en la detección de la presencia-ausencia y abundancia de especies indicadoras, de acuerdo a Ramírez *et al.* (1991). Para determinar el valor indicador para el factor nitrógeno se aplicó la escala establecida por Ellenberg (1974), que considera valores del 1 al 9. Esta escala es la siguiente: X= indiferencia respecto al factor; 1= de sustratos muy pobres en nitrógeno; 2= entre 1 y 3; 3= preferencia por suelos pobres en N.; 4= entre 3 y 5; 5= en sustratos con niveles intermedios de N.; 6= entre 5 y 7; 7= en sustratos ricos en N.; 8= entre 7 y 9; 9= indicadoras de eutroficación. En ambos trabajos, junto al de Klinka *et al.* (1989), se entregan catálogos de especies con sus correspondientes valores indicadores para varios factores ambientales, que sirvieron para determinar los valores de las especies del Budi.

RESULTADOS Y DISCUSION

I. CATASTRO FLORISTICO

El Anexo I presenta el catálogo de las especies del lago Budi, allí se indica, para cada una, su nombre científico, familia, nombre común, forma de vida y su origen fitogeográfico. La Fig. 2 muestra la distribución porcentual de los grupos taxonómicos, y la Fig. 3 muestra las formas de vida y el origen fitogeográfico de las especies.

Se determinaron un total de 107 especies, de las cuales 4 corresponden a algas: 3 clorófitas y una rodófita, *Gracilaria chilensis* Bird, McLachlan et Oliveira, el pelillo, que fue introducida experimentalmente en el lugar y que actualmente crece en forma natural. Además, 4 pteridófitos, 65 dicotiledóneas y 34 monocotiledóneas. Sin considerar a las algas, el espectro biológico, que corresponde al conjunto de formas de vida, señala la presencia de 46 hemicriptófitos (44,7 %), 25 criptófitos (24,3 %) en los que se incluye a geófitos e hidrófitos, 24 terófitos (23,3 %), 5 caméfitos (4,8 %) y 3 nanofanerófitos (2,9 %).

El número total de macrófitos del Budi es bastante superior al de otros lagos del sur de Chile, cuyas aguas son oligotróficas (Campos, 1984), como es el caso del Llanquihue con 40 especies y el Cayutué con 37 (Hauenstein *et al.*, 1993). Asimismo, Hauenstein *et al.* (1998) determinaron 69 especies para el Calafquén y 64 para el Caburgua. En el lago Villarrica, cuyas aguas según Campos *et al.* (1983, 1985) están también eutroficadas, Hauenstein *et al.* (1996) determinaron 65 especies de plantas vasculares y 4 algas filamentosas, entre ellas dos cianófitas, que son indicadoras de contaminación.

El mayor número de especies del Budi se debe con seguridad a que sus aguas presentan altos niveles de eutroficación (Stuardo & Valdovinos, 1989). Dichos niveles se deben probablemente a prácticas agrícolas inadecuadas, como por ejemplo la roturación del suelo y siembra en pendientes fuertes a orillas del lago, y a los detritus y fecas producidos por la elevada carga de animales domésticos (aves, cerdos, ovinos, bovinos) y silvestres (cisnes de cuello negro y patos) que abundan en sus riberas (Saavedra, 1994).

Las especies que presentan altos valores de frecuencia y cobertura son: *Scirpus californicus*, *Juncus procerus*, *Cotula coronopifolia*, *Potamogeton pectinatus*, *P. pusillus*, *Eleocharis acicularis* y *Myriophyllum aquaticum*, todas capaces de soportar salinidad (Ramírez *et al.*, 1982).

La abundancia de hemicriptófitos, criptófitos y terófitos indica, por los primeros, su capacidad de soportar el pisoteo de animales, por los segundos, la condición de cuerpo hídrico del lugar estudiado, y por los terceros, el carácter de sequía del área, ya que aunque existen sólo uno a dos meses secos (enero y febrero), las condiciones salobres del Budi y de sus alrededores hace que las plantas sufran constante déficit hídrico. Asimismo, en el grupo de los hidrófitos, típicos y comunes en los lagos del sur de Chile, se nota por ejemplo la ausencia de Caráceas y de *Isoetes savatieri*. Esto se podría explicar por el hecho que las primeras se desarrollan en aguas pobres en fosfatos (Margalef, 1983), y el segundo vive sólo en aguas muy limpias y oligotróficas (Ramírez *et al.*, 1982), situación que no corresponde a la del lago Budi.

Los 3 nanofanerófitos presentes corresponden a dos malezas arbustivas alóctonas, *Rubus constrictus* y *Lupinus arboreus* y el tercero a un arbusto nativo típico de lugares húmedos, *Fuchsia magellanica*. Es posible apreciar también la pobreza de helechos, ya que su hábitat preferente es el bosque.

El origen fitogeográfico del total de las especies indica que 54 de ellas son nativas (50,5 %), 49 introducidas (45,8 %) y 4 de características cosmopolitas (3,7 %), situación muy similar a la encontrada en el lago Villarrica, cuyas riberas están fuertemente antropizadas (Hauenstein *et al.*, 1996). El alto porcentaje de especies introducidas en el sector, de acuerdo a lo señalado por Hauenstein *et al.* (1988), se debe interpretar como un área de fuerte intervención antrópica.

II. Macrofitos indicadores de contaminacion

Al establecer los valores indicadores para la contaminación con nitrógeno (anexo I), las especies que aparecen con los valores máximos (valor 9) son: *Callitriche palustris*, *Cotula coronopifolia*, *Hydrocotyle ranunculoides* y *Triglochin palustris*. Aunque la abundancia y cobertura de estas especies es relativamente baja, con la excepción de *C. coronopifolia*, su presencia confirma la aseveración hecha por Stuardo & Valdovinos (1989) en cuanto a la fuerte eutroficación de las aguas del Budi. El hecho que estas especies no presenten un gran desarrollo se debe con seguridad a la fuerte salinidad del lugar.

Al comparar estas especies con las del lago Villarrica, coinciden en sólo dos, *Callitriche palustris* e *Hydrocotyle ranunculoides*, lo cual se explica porque *Cotula coronopifolia* y *Triglochin palustris* son típicas de marismas, por lo tanto se presentan sólo en el Budi. En el Villarrica, en cambio, se encuentran especies como *Aster vahli, Mimulus luteus* y *Rorippa nasturtium-aquaticum,* que también poseen los valores máximos para el factor nitrógeno, pero que habitan en ambientes dulceacuícolas.

CONCLUSIONES

1. La flora del lago Budi está conformada por 107 especies.
2. Cuatro de estas especies corresponden a algas filamentosas, de las cuales tres son Chlorophyta: *Cladophora* sp., *Enteromorpha intestinalis*, *Rhizoclonium tortuosum* y una Rhodophyta, *Gracilaria chilensis*.

3. En el espectro biológico del lago destacan como formas de vida más numerosas los hemicriptófitos con un 44,7 % y los criptófitos y terófitos con un 24,3 % y 23,3 % respectivamente.
4. Existe un alto porcentaje de especies alóctonas (45,8 %), sugiriendo una fuerte acción antrópica en el lugar.
5. Las especies con los valores indicadores máximos para el factor nitrógeno son: *Callitriche palustris, Cotula coronopifolia*, *Hydrocotyle ranunculoides* y *Triglochin palustris*.
6. La flora del Budi indica que sus aguas presentan un alto grado de eutroficación por nitrógeno. Asimismo, sus riberas muestran una fuerte intervención antropogénica.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo financiero de la Dirección de Investigación de la Universidad Católica de Temuco, quien a través del proyecto DIUCT N° 95-3-08 hizo posible la realización de este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

CAMPOS, H. 1984. Limnological study of Araucarian Lakes (Chile). Int. Vereinigung Theor. Limnol. Verh. 22: 1319-1327.

CAMPOS, H. 1991. Estudios limnológicos de los lagos del sur de Chile. Resúmenes Seminario "Lagos del sur de Chile". Goethe Institut-Universidad Austral de Chile, Valdivia.

CAMPOS, H.; W. STEFFEN, C. ROMAN, L. ZUÑIGA & G. AGUERO. 1983. Limnological studies in Lake Villarrica: morphometric, physical, chemical, planktonical factors and primary productivity. Arch. Hydrobiol. Suppl. 65(4): 371-406.

CAMPOS, H.; J. ARENAS, W. STEFFEN, G. AGÜERO, L. VILLALOBOS & G. GONZALEZ. 1985. Investigación de la capacidad de carga para el cultivo de salmónidos en las principales hoyas hidrográficas del país. Antecedentes limnológicos hoya del lago Villarrica. Informe Final Convenio Instituto de Fomento Pesquero-Universidad Austral de Chile.

DI CASTRI, F. & E. HAJEK. 1976. Bioclimatología de Chile. Dirección de Investigación, Vicerrectoría Académica. P. Universidad Católica de Chile.

EDDING, E. 1977. La vegetación ribereña del lago Cayutué. Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, Llanquihue. Medio Ambiente 2(2): 149-153.

EDERRA, A. 1997. Botánica ambiental aplicada. Edic. Univ. de Navarra (EUNSA), España.

ELLENBERG, H. 1974. Indicator values of vascular plants in Central Europe. Scripta Geobot. 9: 1-17.

ELLENBERG, H. & D. MUELLER-DOMBOIS. 1966. A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. Ber. Geobot. Inst. E.T.H. Stiftung Rubel 37: 56-73.

HAUENSTEIN, E.; C. RAMIREZ, M. LATSAGUE & D. CONTRERAS. 1988. Origen fitogeográfico y espectro biológico como medida del grado de intervención antrópica en comunidades vegetales. Medio Ambiente 9(1): 140-142.

HAUENSTEIN, E.; C. RAMIREZ, M. GONZALEZ & C. SAN MARTIN. 1993. Comparación de la flora macrofítica de tres lagos del Centro-Sur de Chile (Budi, Llanquihue, Cayutué). Revista Geogr. Valparaíso 22-23: 175-193.

HAUENSTEIN, E.; C. RAMIREZ, M. GONZALEZ, L. LEIVA & C. SAN MARTIN. 1996. Flora hidrófila del lago Villarrica (IX Región, Chile) y su importancia como elemento indicador de contaminación. Medio Ambiente 13(1): 88-96.

HAUENSTEIN, E.; M. GONZALEZ, L. LEIVA & L. FALCON. 1998. Diagnóstico del estado de contaminación de los lagos Calafquén y Caburgua. Informe Final Proyecto FNDR IX Región N° 20107905.

HOFFMANN, A. 1978. Flora silvestre de Chile, zona central. Fundación Claudio Gay, Santiago.

HOFFMANN, A. 1982. Flora silvestre de Chile, zona austral. Fundación Claudio Gay, Santiago.

INE. 1993. Resultados generales, censo de población y vivienda 1992. Población total país, regiones y comunas, por sexo y edad. Instituto Nacional de Estadísticas. Santiago, Chile.

KLINKA, K.; V.J. KRAJINA, A. CESKA & A.M. SCAGEL. 1989. Indicator Plants of Coastal British Columbia. University of British Columbia Press, Vancouver.

KÖEPPEN, W. 1931. Die Klimate der Erde. Grundiss der Klimakunde. 2 Auf. Berlin.

LAKSHMAN, G. 1987. Ecotechnological opportunities for aquatic plants-A survey of utilization options. In K.R. Reddy & W. H. Smith (ed.), Aquatic plants for water treatment and resource recovery: 49- 68. Magnolia Publishing Inc. Orlando, Florida.

LARA, G.; S. PEREDO, J. MONCADA & R. RIQUELME. 1993. Bioindicadores de contaminación orgánica en el lago Villarrica, IX Región-Chile. Programa y Resúmenes III Congreso Internacional de Gestión en Recursos Naturales. Pucón, Chile: 45.

MARGALEF, R. 1983. Limnología. Omega, Barcelona.

MARTICORENA, C. & M. QUEZADA. 1985. Catálogo de la flora vascular de Chile. Gayana Bot. 42(1-2): 1-155.

MATTHEI, O. 1995. Manual de las malezas que crecen en Chile. Alfabeta Impresores. Santiago, Chile.

MUÑOZ, C. 1966. Sinopsis de la flora chilena. 2a ed. Universidad de Chile, Santiago.

MUÑOZ, M.; H. NUÑEZ & J. YAÑEZ (Ed.). 1996. Libro rojo de los sitios prioritarios para la conservación de la diversidad biológica en Chile. Ministerio de Agricultura-Corporación Nacional Forestal, Santiago.

PALMA, B.; F. SAIZ & C. PIZARRO. 1978. Variaciones de la taxocenosis de hidrófitas en el curso del estero Limache. Anales Mus. Hist. Nat. Valparaíso 11: 61-67.

PARRA, O. 1989. La eutroficación de la laguna grande

de San Pedro, Concepción, Chile: un caso de estudio. Ambiente y Desarrollo 5(1): 117-136.

PARRA, O. & V. DELLAROSSA. 1985. Antecedentes y acciones para la recuperación de laguna San Pedro, Chile. Resúmenes VI Taller Nac. de Limnología, Chile 6:28.

RAMIREZ, C. & J. SAN MARTIN. 1984. Hydrophilous vegetation of a coastal lagoon in Central Chile. Int. J. Ecol. Environm. Sci. 10: 93-110.

RAMIREZ, C. & E. STEGMAIER. 1982. Formas de vida en hidrófitos chilenos. Medio Ambiente 6(1): 43-54.

RAMIREZ, C.; M. ROMERO & M. RIVEROS. 1980. Lista de cormófitos palustres de la región valdiviana. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. 37: 153-177.

RAMIREZ, C.; V. FINOT, C. SAN MARTIN & A. ELLIES. 1991. El valor indicador de las malezas del centro-sur de Chile. Agro Sur 19(2): 94-116.

RAMIREZ, C.; R. GODOY, D. CONTRERAS & E. STEGMAIER. 1982. Guía de plantas acuáticas y palustres valdivianas. Fac. de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

RAMIREZ, C.; J. SAN MARTIN, C. SAN MARTIN & D. CONTRERAS. 1987. Estudio florístico y vegetacional de la laguna El Peral, Quinta Región de Chile. Revista Geogr. de Valparaíso 18: 105-120.

SAAVEDRA, M. 1994. Censo oficial Cisne de Cuello Negro (*Cygnus melancoryphus*) en el lago Budi, IX Región, Años 1989-1993. Boletín Técnico N° 55. CONAF, IX Región, Temuco.

SAN MARTIN, C. & E. HAUENSTEIN. 1993. Evaluación ecológica de ambientes acuáticos. Programa y Resúmenes III Congreso Internacional de Gestión en Recursos Naturales. Pucón, Chile: 69-70.

STUARDO, J. & C. VALDOVINOS. 1989. Estuarios y lagunas costeras: Ecosistemas importantes de Chile central: Ambiente y Desarrollo 5(1): 107-115.

STUARDO, J.; C. VALDOVINOS & V. DELLAROSSA. 1989. Caracterización general del lago Budi: una laguna costera salobre de Chile central. Cienc. y Tec. del Mar, CONA 13: 57-69.

TUFFERY, G. 1979. Incidencias ecológicas de la polución de las aguas corrientes. Reveladores biológicos de la polución. En P. Pesson (ed.), La contaminación de las aguas continentales. Incidencias sobre la biocenosis acuática. Mundiprensa, Madrid.

TUR, N. 1977. Plantas vasculares. En S.H. Hulber (ed.), Biota Acuática de Sudamérica 1: 37-45.

WOLVERTON, B.C. 1987. Aquatic plants for wastewater treatment: an overview. In K.R. Reddy & W. H. Smith (ed.). Aquatic plants for water treatment and resource recovery: 3-16. Magnolia Publishing Inc. Orlando, Florida.

Fecha de publicación 30 de junio de 1999.

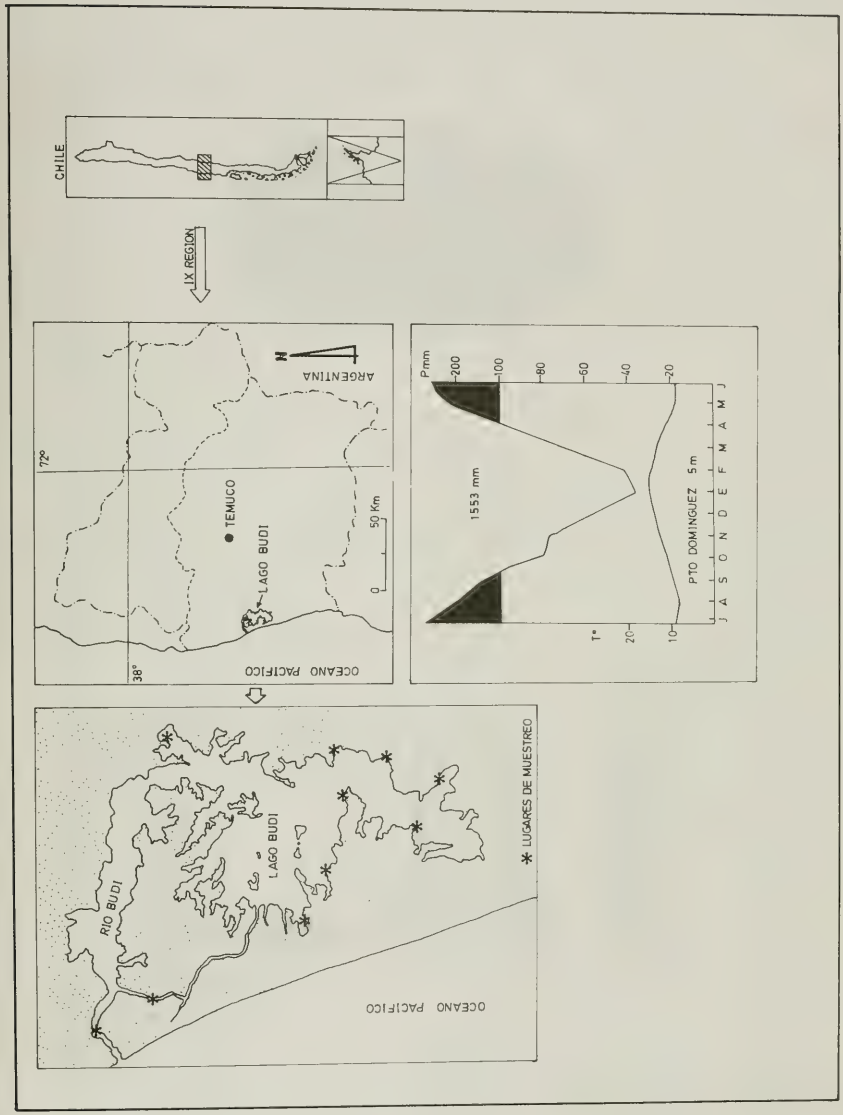


FIGURA 1. Ubicación geográfica y diagrama ombrotérmico del área del lago Budi.

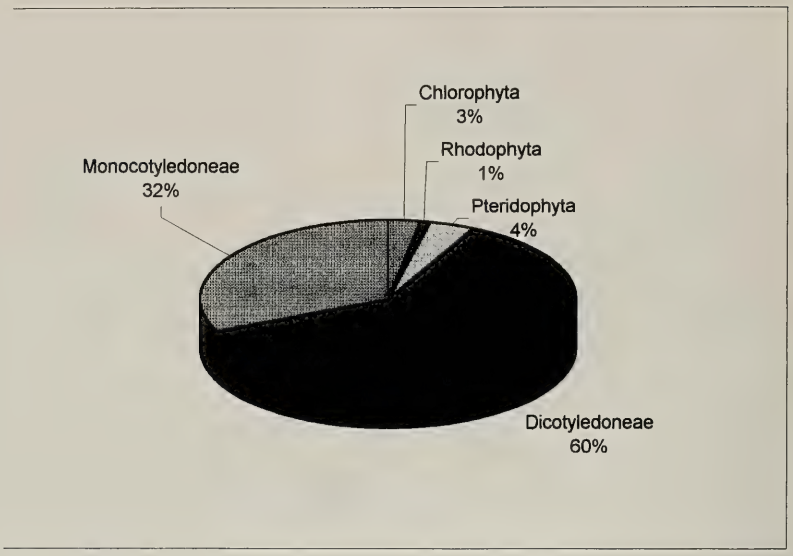


FIGURA 2. Distribución porcentual de los taxa de la flora del lago Budi.

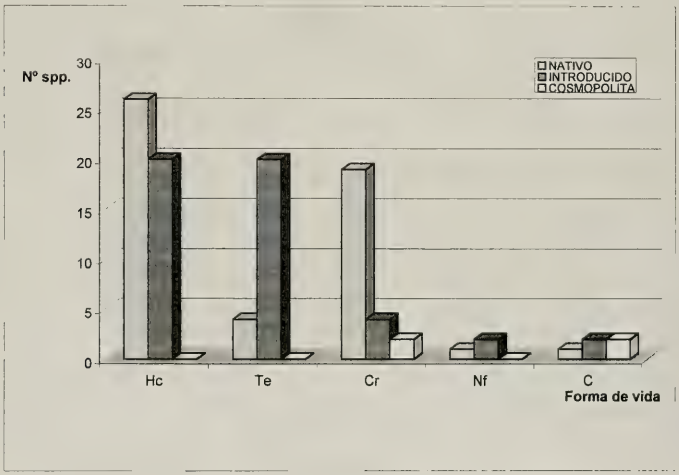


FIGURA 3. Formas de vida y origen fitogeográfico de la flora del lago Budi. C= Caméfito, Cr= Criptófito, Hc= Hemicriptófito, Nf= Nanofanerófito, Te= Terófito.

ANEXO I. Catálogo de especies vegetales del lago Budi. (FV= Forma de vida, OF= Origen fitogeográfico, VI=Valor indicador para el factor nitrógeno, N= Nativa, I= Introducida, Co= Cosmopolita, C= Caméfito, G= Geófito, Hi= Hidrófito, Hc= Hemicriptófito, Nf= Nanofanerófito, Te= Terófito).

NOMBRE CIENTIFICO	FAMILIA	NOMBRE COMUN	F.V.	O.F.	V.I.
ALGAE					
Cladophora sp.	Cladophoraceae	Lamilla		N	-
Enteromorpha intestinalis (L.) Link	Ulvaceae	Lamillita		N	-
Gracilaria chilensis Bird, Mc Lachlan et Oliveira	Gracilariaceae	Pelillo		N	-
Rhizoclonium tortuosum (Dillwyn) Kütz.	Cladophoraceae	Lamilla		N	-
PTERIDOPHYTA					
Blechnum cordatum (Desv.) Hieron.	Blechnaceae	Costilla de vaca	Hc	N	4
Blechnum hastatum Kaulf.	Blechnaceae	Palmilla	Hc	N	5
Equisetum bogotense Kunth	Equisetaceae	Limpia plata	G	N	2
Gleichenia quadripartita (Poir.) T. Moore	Gleicheniaceae	Hierba loza	Hc	N	4
ANGIOSPERMAE					
A) DICOTYLEDONEAE (MAGNOLIOPSIDA)					
Ambrosia chamissonis (Less.) Greene	Asteraceae	Dicha grande	C	N	X
Anagallis arvensis L.	Primulaceae	Pimpinela	Te	I	7
Anthemis cotula L.	Asteraceae	Manzanilla hedionda	Te	I	5
Aster vahlii (Gaudich.) Hook et Arn.	Asteraceae	Margarita del pantano	G	N	5
Atriplex chilensis Colla	Chenopodiaceae	Cachiyuyo	Te	N	X
Brassica rapa L.	Brassicaceae	Yuyo	Te	I	7
Callitriche palustris L.	Callitrichaceae	Huenchecó	Hi	I	9
Calystegia sepium (L.) R. Br.	Convolvulaceae	Suspiro	G	I	6
Centella asiatica (L.) Urb.	Apiaceae	Centella	Hc	N	X
Coriaria ruscifolia L.	Coriariaceae	Deu	Hc	N	X
Coronopus didymus (L.) Sm.	Brassicaceae	Mastuerzo	Te	I	6
Cotula coronopifolia L.	Asteraceae	Botón de oro	Hc	I	9
Chenopodium album L.	Chenopodiaceae	Quingüilla	Te	I	7
Chenopodium ambrosioides L.	Chenopodiaceae	Paico	G	N	X
Chevreulia sarmentosa (Pers.) S.F. Blake	Asteraceae	Pasto dulce	Hc	N	3
Digitalis purpurea L.	Scrophulariaceae	Dedalera	Te	I	7
Francoa appendiculata Cav.	Saxifragaceae	Vara de mármol	Te	N	4
Fuchsia magellanica Lam.	Onagraceae	Chilco	Nf	N	4
Gamochaeta americana (Mill.) Wedd.	Asteraceae	Vira vira	Hc	N	X
Hedyotis salzmannii (DC.) Steud.	Rubiaceae	s.n.	Hc	N	3
Hydrocotyle modesta Cham. et Schltdl.	Apiaceae	Sombrerito de agua	Hc	N	5
Hydrocotyle ranunculoides L.f.	Apiaceae	Sombrerito de agua	Hi	I	9
Hypochaeris radicata L.	Asteraceae	Hierba del chancho	Hc	I	4
Leontodon saxatilis Lam.	Asteraceae	Chinilla	Hc	I	X
Leptinella scariosa Cass.	Asteraceae	Botón de oro	Hc	N	3
Lilaeopsis macloviana (Gand.) A.W. Hill.	Apiaceae	s.n.	Hi	N	6
Linum usitatissimum L.	Linaceae	Lino	Te	I	6
Lobelia tupa L.	Campanulaceae	Tabaco del diablo	Hc	N	5
Lotus glaber Mill.	Fabaceae	Lotera hoja angosta	Hc	I	5
Lotus uliginosus Schkuhr	Fabaceae	Alfalfa chilota	Hc	I	5
Ludwigia peploides (Kunth) P.H. Raven	Onagraceae	Melilucul	Hi	N	7
Lupinus arboreus Sims	Fabaceae	Chocho	Nf	I	X
Lythrum hyssopifolia L.	Lythraceae	Romerillo	Te	I	4
Mentha pulegium L.	Lamiacae	Poleo	Hc	I	X
Myriophyllum aquaticum (Vell.) Verdc.	Haloragaceae	Pinito de agua	Hi	N	6
Myriophyllum quitense Kunth	Haloragaceae	Pinito de agua	Hi	N	6
Nierembergia repens Ruiz et Pavón	Solanaceae	s.n.	Te	N	8
Phyla nodiflora (L.) Greene	Verbenaceae	Hierba de la virgen	Te	I	7
Plantago lanceolata L.	Plantaginaceae	Siete venas	Hc	I	6
Plantago major L.	Plantaginaceae	Llantén	Hc	I	X
Polygonum aviculare L.	Polygonaceae	Pasto del pollo	Hc	I	X
Polygonum hydropiperoides Michx.	Polygonaceae	Duraznillo de agua	Hc	I	4
Potentilla anserina L.	Rosaceae	Canelilla	Hc	I	5
Prunella vulgaris L.	Lamiaceae	Hierba mora	C	Co	X

(Continuación ANEXO I)

Ranunculus peduncularis Sm. var. *erodiifolius* (Gay) Reiche	Ranunculaceae	s.n.	Hc	N	X
Ranunculus repens L.	Ranunculaceae	Botón de oro	Hc	I	X
Raphanus sativus L.	Brassicaceae	Rábano silvestre	Te	I	7
Rubus constrictus P.J. Müll. et Lefèvre	Rosaceae	Zarzamora	Nf	I	6
Rumex acetosella L.	Polygonaceae	Vinagrillo	Hc	I	2
Rumex crispus L.	Polygonaceae	Romaza	Hc	I	8
Rumex maricola J. Remy.	Polygonaceae	Romaza	Hc	N	7
Sarcocornia fruticosa (L.) A.J. Scott	Chenopodiaceae	Hierba sosa	C	Co	7
Selliera radicans Cav.	Goodeniaceae	s.n.	Hc	N	7
Silene gallica L.	Caryophyllaceae	Calabacillo	Te	I	X
Sisymbrium officinale (L.) Scop.	Brassicaceae	Mostacilla	Te	I	8
Solanum nigrum L.	Solanaceae	Hierba mora	Te	I	8
Spergula arvensis L.	Caryophyllaceae	Linacilla	Te	I	6
Spergularia rubra (L.) J. Presl. et K. Presl.	Caryophyllaceae	Tiqui tiqui	C	I	3
Trifolium dubium Sibth.	Fabaceae	Trébol enano	Te	I	5
Trifolium pratense L.	Fabaceae	Trébol rosado	C	I	7
Trifolium repens L.	Fabaceae	Trébol blanco	Hc	I	6
Utricularia gibba L.	Lentibulariaceae	Bolsita de agua	Hi	N	X
Veronica serpyllifolia L.	Scrophulariaceae	Verónica	Hc	I	4
Vicia vicina Clos	Fabaceae	Arvejilla	Te	I	7
Xanthium spinosum L.	Asteraceae	Clonqui	Te	I	X
B) MONOCOTYLEDONEAE (LILIOPSIDA)					
Agrostis capillaris L.	Poaceae	Chépica	Hc	I	4
Alisma plantago-aquatica L.	Alismataceae	Llantén de agua	G	I	8
Ammophila arenaria (L.) Link	Poaceae	Amófila	Hc	I	1
Anthoxanthum utriculatum (Ruiz et Pavón) Y. Shouten et Veldk.	Poaceae	Paja ratonera	Hc	N	X
Carex acutata Boott var. *acutata*	Cyperaceae	Cortadera	Hc	N	5
Carex fuscula D' Urv. var. *fuscula*	Cyperaceae	s.n.	Hc	N	5
Cynosurus echinatus L.	Poaceae	Cola de zorro	Te	I	5
Cyperus eragrostis Lam.	Cyperaceae	Cortadera	Hc	N	6
Distichlis spicata (L.) Greene	Poaceae	Chépica	Hc	N	8
Eleocharis acicularis (L.) Roem.et Schult.	Cyperaceae	s.n.	G	N	X
Eleocharis macrostachya Britton	Cyperaceae	Rime	G	N	X
Eleocharis pachycarpa E. Desv.	Cyperaceae	Rime	G	N	X
Holcus lanatus L.	Poaceae	Pasto dulce	Hc	I	4
Hordeum chilense Roem. et Schult.	Poaceae	Cebadilla	Hc	N	X
Juncus arcticus Willd. var *mexicanis* (Willd. ex Schult. et Schult.f.) Balslev	Juncaceae	Junquillo	Hc	I	5
Juncus bufonius L.	Juncaceae	Junquillo	Te	I	X
Juncus imbricatus Laharpe	Juncaceae	Junquillo	Hc	N	5
Juncus pallescens Lam.	Juncaceae	Junquillo	Te	N	-
Juncus procerus E. Mey.	Juncaceae	Junquillo	Hc	N	5
Lolium multiflorum Lam.	Poaceae	Ballica italiana	Hc	I	X
Nothoscordum gramineum (Sims) Beauverd	Liliaceae	Huilli	G	N	6
Paspalum distichum L.	Poaceae	Chépica	Hc	N	7
Poa annua L.	Poaceae	Pasto piojillo	Te	I	X
Polypogon australis Brongn.	Poaceae	Cola de ratón	Hc	N	4
Potamogeton pusillus L.	Potamogetonaceae	Huiro	Hi	N	X
Potamogeton striatus Ruiz et Pavón	Potamogetonaceae	Huiro	Hi	N	X
Sagittaria montevidensis Cham. et Schltdl. subsp. *chilensis* (Cham. et Schltdl.) Bogin	Alismataceae	Lengua de vaca	G	N	4
Scirpus californicus (C.A. Mey.) Steud	Cyperaceae	Totora	G	N	4
Scirpus cernuus Vahl var. *cernuus*	Cyperaceae	s.n.	G	N	2
Scirpus inundatus (R. Br.) Poir.	Cyperaceae	Can Can	G	N	1
Scirpus olneyi A. Gray ex Engelm. et A. Gray	Cyperaceae	s.n.	Hc	N	1
Triglochin palustre L.	Juncaginaceae	Hierba de la paloma	G	Co	9
Typha angustifolia L.	Typhaceae	Vatro	G	Co	5
Zannichellia palustris L.	Zannichelliaceae	Cachudita de agua	Hi	N	-

Gayana Bot. 56(1): 63-65, 1999. Comunicaciones breves. ISSN 0016-5301

ANATOMICAL CONSIDERATIONS OF THE SECONDARY WOOD OF *SANTALUM FERNANDEZIANUM* F. PHIL. (SANTALACEAE), AN EXTINCT SPECIES OF THE JUAN FERNANDEZ ISLANDS, CHILE

CONSIDERACIONES ANATOMICAS DEL LEÑO SECUNDARIO DE SANTALUM FERNANDEZIANUM *F. PHIL. (SANTALACEAE), ESPECIE EXTINTA DEL ARCHIPIELAGO DE JUAN FERNANDEZ, CHILE*

Se hace un estudio del leño secundario de *Santalum fernandezianum*, especie endémica y extinta del archipiélago de Juan Fernández. El xilema secundario es de tipo leñoso difuso, los vasos y fibras están cubiertos con depósitos sólidos, los radios medulares son 1-2 seriados.

Carlos M. Baeza P., Roberto Rodríguez R., Maritza Hoeneisen F.[1] & Tod Stuessy[2]

[1] Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile. [2] Institut für Botanik, Universität Wien, Rennweg 14, A-1030, Vienna, Austria.

The Juan Fernandez Archipelago is located in the Pacific Ocean 670 km west of Valparaiso, Chile. It consists of three small islands of volcanic origin: Robinson Crusoe, Santa Clara, and Alejandro Selkirk. The most important and complete studies of the flora of these islands have been realized by Johow (1896) and Skottsberg (1921, 1951, 1953, 1956). The native flora is represented by 210 vascular plant species, including 127 endemics (60.4 %) (Stuessy, 1995; Stuessy *et al.*, 1992; Valdebenito *et al.*, 1992).

Oceanic islands are fragile ecosystems, easily suffering changes in their floristic composition by competition from introduced allochthonous species and/or the direct influence of humans. The Juan Fernandez Archipelago has not been an exception to this rule: two species already are considered extinct—*Podophorus bromoides* (Poaceae) and *Santalum fernandezianum* (Santalaceae). In spite of repeated searches at the type localities and other known or probable locations, these species could not be relocated. It is highly probable that they do not exist anymore in their natural habitats (IUCN 1986). *Podophorus bromoides* (Poaceae) probably occurred in a very restricted area, in the place now occupied by the village of San Juan Bautista. The second example, *Santalum fernandezianum*, represents a classic case of complete extinction of a species. This tragic event occurred during the last decades of the previous century due to intensive exploitation of this odoriferous tree.

The fragrant wood of *Santalum album* has been used in the Orient for several centuries for the manufacturing of lacquered boxes and other handicrafts. The last living specimen of *Santalum fernandezianum* disappeared only a few years before 1916 (Skottsberg, 1921). Remains of the fragrant wood can still be found by inhabitants of Mas a Tierra, who collect pieces of old stems in local ravines.

One of the last living specimens of *Santalum fernandezianum* was used by Johow (1896) for a complete description of the species. Kraus (1882) published some preliminary information on the xylem of *S. fernandezianum*. The purposes of this paper is give more information of the secondary wood of *Santalum fernandezianum*.

The wood sample was obtained from the University of Concepcion Herbarium (CONC): Masatierra. 30-I-1892, F. Johow s.n.

Wood sections and macerations were pre-

pared according to Schweingruber (1982). Tra...-verse, radial and tangential sections were cut on a Jung Tetrander sliding microtome and stained with acuose Safranin 1%. Macerations were made following Franklin´s technique (1946).

Photos and drawings were made using a light microscope (Zeiss) and for some detailled observations a scanning microscope (ETEC, type Autoscan) was used.

For the wood description the nomenclature of Carothie (1970) and Chattaway (1932) was followed.

ANATOMICAL DESCRIPTION OF THE XYLEM

The wood is diffuse-porous in transverse section. Vessels are cylindrical, covered with solid deposits, wide, with the terminal walls slightly inclined (Fig. 1), almost rectolineal, solitary, 350-75 x 120-40 µm, with simple perforation plates and turning out in thin prolongations on both extremes (Fig. 3), unequal, with bordered pits (Fig. 4). Numerous fibres, 960-500 x 35-15 µm, with very thick walls and a small lumen pointed or obtuse on both sides, covered with abundant solid deposits (Fig. 5). Vascular rays up to 1-2 seriated and 6-12 cells high, 150-25 x 35-10 µm, procumbent, narrow rays (Fig. 2).

Dimensions of the wood components (µm):

	Length ± SD	Width ± SD
Vessels	220 ± 60	85 ± 20
Fibres	690 ± 100	25 ± 5
Cells of the vascular ray	65 ± 25	20 ± 5

A very interesting point is that *Santalum* here investigated contain vessels and fibers covered with abundant solid deposits, which may be responsible for the characteristic fragrance of this genus. The oils of *Santalum* that produce these desirable fragrances are δ and ß Santalol (Steglich *et al.*, 1997). These compounds are distilled from the roots and stems and used in the elaboration of soaps and creams. The "real Santalum-oil" is obtained from *S. album*, from sesquiterpenic alcohols (Frohne & Jensen, 1979).

In India the wood of species of *Santalum* as well as essences derived from the wood are used in religious rituals and popular medicine such as a urinary tract antiseptic (Delaveau *et al.*, 1980). According to Ody (1993), the essential oils of *S. album* have an antidepressive, antispasmodic, caminative, expectorant, sedative and tonic effect.

Essential oil of the secondary wood of *Santalum fernandezianum* was analyzed by GLC-MS. ß-santalol and ß-santalen were isolated, the latter is responsible for the fragrance of the wood and exibits various biological activities (Hoeneisen *et al.*, 1998).

It is a pleasure to acknowledge support of this study from: the Flora of Chile Project, Corporacion Nacional Forestal (CONAF), and NSF grant N° DEB-9500499 (to T.F. Stuessy and D.J. Crawford).

LITERATURE CITED

CAROTHIE, H. 1970. Glosario internacional de términos utilizados en anatomía de maderas. Mérida, Univ. de Los Andes. 71 pp.

CHATTAWAY, M. M. 1932. Proposed standards for numerical values in describing woods. Trop. Wodds 29: 20-28.

DELAVEAU, P.; M. LORRAIN, F. MORTIER, C. RIVOLIER, J. RIVOLIER & A. SCHWEITZER. 1980. Geheimnisse und Heilkräfte der Pflanzen. Das Beste GmbH, Stuttgart. 465 pp.

DOMINGUEZ, X. 1973. Métodos de investigación fitoquímica. Limusa, México. 276 pp.

FRANKLIN, G. L. 1946. A rapid method of softening wood for microtome sectioning. Trop. Wodds 88: 35-36.

FROHNE, D. & U. JENSEN. 1979. Systematik des Pflanzenreichs. Gustav Fischer, Stuttgart. 308 pp.

HOENEISEN, M.; J. BECERRA, M. BITTNER, M. SILVA, C. BAEZA & R. RODRIGUEZ. 1998. Sesquiterpenes of the essential oil of *Santalum fernandezianum* F. Phil. (Santalaceae), an extinct species of the Juan Fernandez Islands, Chile. Bol. Soc. Chil. Quím. 43: 505-508.

IUCN. 1986. Plant in Danger. What do we know? IUCN Conservation Monitoring Centre. Threatened Plants Unit. Surrey, England. 461 pp.

JOHOW, F. 1896. Estudios sobre la flora de las islas de Juan Fernández. Santiago. xi, 289 pp., 18 lám., 2 mapas.

KRAUS, G. 1882. Über das Sandelholz von Juan Fernandez. Ber. Sitzungen Naturf. Ges. Halle : 8-9.

ODY, P. 1993. Las plantas medicinales. Guía práctica con remedios útiles para los trastornos más comunes. Javier Vergara, Buenos Aires. 191 pp.

SCHWEINGRUBER, F. H. 1982. Microscopic wood anatomy. Teufen, F. Flück Wirth. 226 pp.

SKOTTSBERG, C. 1921. The phanerogams of Easter Island. The natural history of Juan Fernandez and Easter Island 2: 61-84, 4 lám.

SKOTTSBERG, C. 1951. A supplement to the pteridophytes and phanerogams of Juan Fernandez and Easter Island. The natural history of Juan Fernandez and Easter Island 2: 763-792, 3 láms.

SKOTTSBERG, C. 1953. The vegetation of the Juan Fer-

nandez Islands. The natural history of Juan Fernandez and Easter Island 2: 793-960, 59 láms., 2 mapas.

SKOTTSBERG, C. 1956. Derivation of the flora and fauna of Juan Fernandez and Easter Islands. The natural history of Juan Fernandez and Easter Island 1: 193-439, 1 mapa.

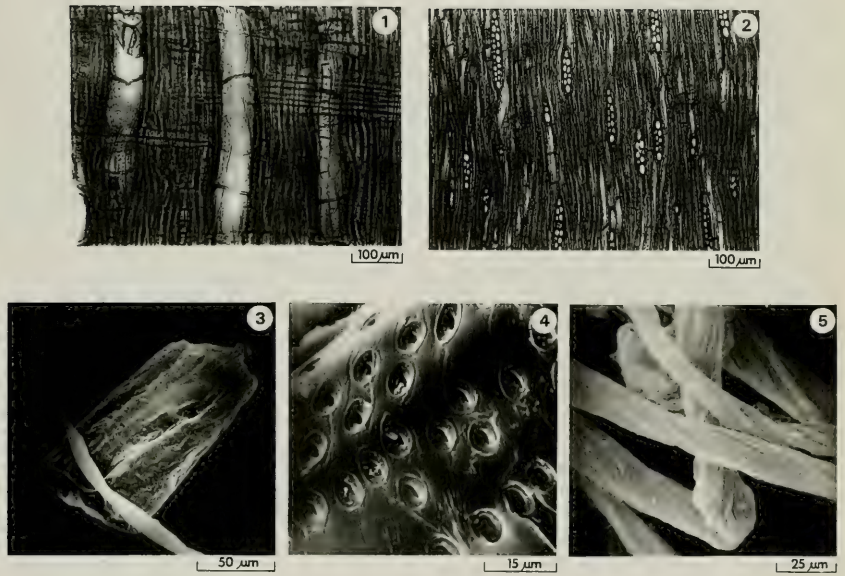
STEGLICH, W.; B. FUGMANN & S. LANG-FUGMANN. 1997. Naturstoffe. Rompp Lexikon. 735 pp.

STUESSY, T. F.; C. MARTICORENA, R. RODRIGUEZ, D. CRAWFORD & M. SILVA. 1992. Endemism in the vascular flora of the Juan Fernandez Islands. Aliso 13: 287-307.

STUESSY, T. F. 1995. Juan Fernandez Islands. In Davis, S. D.; V.H. Heywood & A. C. Hamilton. (eds.). Centres of plant diversity. A guide and strategy of their conservation. Vol. 3. IUCN Publications Unit, Cambridge, U.K., 565-568 pp.

VALDEBENITO, H.; T.F. STUESSY & D. CRAWFORD. 1992. Evolution of *Erigeron* (Compositae) in the Juan Fernandez Islands, Chile. Syst. Bot. 17(3): 470-480.

Fecha de publicación: 30 de junio de 1999.



FIGURES: 1. Radial xylem section of *Santalum fernandezianum*; 2. Tangential xylem section of *S. fernandezianum*; 3-4. Vessels of *S. fernandezianum*; 5. Fibres of *S. fernandezianum*.

Gayana Bot. 55(1): 67-68, 1999. Comunicaciones breves. ISSN 0016-5301

NUEVA LOCALIDAD GEOGRAFICA PARA "RAULI", *NOTHOFAGUS ALPINA* (POEPP. ET ENDL.) OERST., FAGACEAE, EN LA CORDILLERA DE LA COSTA DE CHILE CENTRAL

NEW GEOGRAPHIC LOCALITY FOR "RAULI", NOTHOFAGUS ALPINA *(POEPP. ET ENDL.) OERST., FAGACEAE, IN THE COAST RANGE, CENTRAL CHILE*

A previously undescribed population of *Nothofagus alpina* is reported from the locality of El Mirador 3 (36°03'S-72°28'O) in the Chilean coast range, Bio Bio Region. This finding extends by 50 km the known northern limit of the species' distribution in the coast range.

José San Martín y Ursula Doll

Instituto de Biología Vegetal y Biotecnología, Universidad de Talca, Casilla 747, Talca.

"Raulí", *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst., es una de las especies arbóreas caducifolias de los bosques subantárticos chileno-argentinos. En su amplia distribución geográfica en Chile, *N. alpina* se inserta en tres regiones ecológicas que, de norte a sur, son los bosques caducifolios, bosques laurifolios y bosques andino patagónicos (Gajardo, 1983, 1994) y Donoso (1981) los asimila a los tipos forestales roble-raulí-coigüe y coigüe-raulí-tepa.

En esta nota se da cuenta de la presencia de *N. alpina*, "raulí", para un sector hasta ahora no registrado en la Cordillera de la Costa de Chile central. El área se sitúa en la Cordillera costera en el extremo nordoccidental de la VIII Región. Las poblaciones muestreadas se localizan en el predio forestal El Mirador 3 (36°03'S-72°28'O) al oeste y a la altura de El Roble y a más o menos 2 km del límite con la VII Región, y a 500 m más al sur del caserío Copiulemu (36°02'S-72°40'O). La topografía es diversificada en cuencas, microcuencas, quebradas y laderas de formaciones montañosas con elevaciones que superan los 600 m. El nuevo sitio se sitúa 50 km más al norte del río Itata, antiguo límite señalado para esta especie (Fig. 1).

La vegetación dominante son plantaciones forestales de *Pinus radiata* y en magnitudes menores de *Eucalyptus globulus*. Además, se agregan fragmentos de bosque nativo diverso tanto en su fisionomía como en su composición florística. Por un lado, el bosque caducifolio de *Nothofagus glauca* que representa al bosque maulino costero (Donoso, 1975), al cual se insertan formaciones de menor extensión con *N. obliqua* var. *obliqua*, otras siempreverdes de tipo valdiviano con *Laurelia sempervirens*, *Aextoxicon punctatum* y en quebradas y laderas húmedas *Gomortega keule*. En suelos anegados crecen remanentes de *Drimys winteri* y Mirtáceas. Las altas precipitaciones y la cercanía al mar determinan una condición húmeda y que junto a las quebradas son una oferta de ambientes y refugio para muchas especies con límite norte en el sector (Troncoso y San Martín, 1988).

Los autores agradecen al proyecto DIUT 463 – 11 y FIA. A los Profesores C. Marticorena y O. Matthei, del Departamento de Botánica de la Universidad de Concepción; Srta E. Barrera y Sra. M. Muñoz, del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago, por la consulta de registros de colectas y material herborizado de *N. alpina*. También a las coladoradoras G. Ibarra, M. Muñoz y U. Lara.

BIBLIOGRAFIA

DONOSO, C. 1975. Distribución ecológica de las especies de *Nothofagus* en la zona mesomórfica. Bol. Téc. 33 Fac. Cs. Forest. U de Chile. 30 pp.

DONOSO, C. 1981. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Inv. y Des. Forest. Dto. de Trabajo 38. 70pp.

GAJARDO, R. 1983. Sistema básico de clasificación de la vegetación natural chilena. Min. de Agric. CONAF/U. de Chile Fac. Cs. Agronóm. y Forest. Santiago. 314 pp.

----1994. La vegetación natural de Chile. Clasificación y distribución geográfica. Edit. Univ. Santiago. 163 pp.

TRONCOSO, A Y J. SAN MARTIN. 1988 Ampliación de área para diversas especies de plantas vasculares en la Cordillera de la Costa de la Región del Maule. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. 41: 45 – 56.

Fecha de publicación: 30 de junio de 1999.

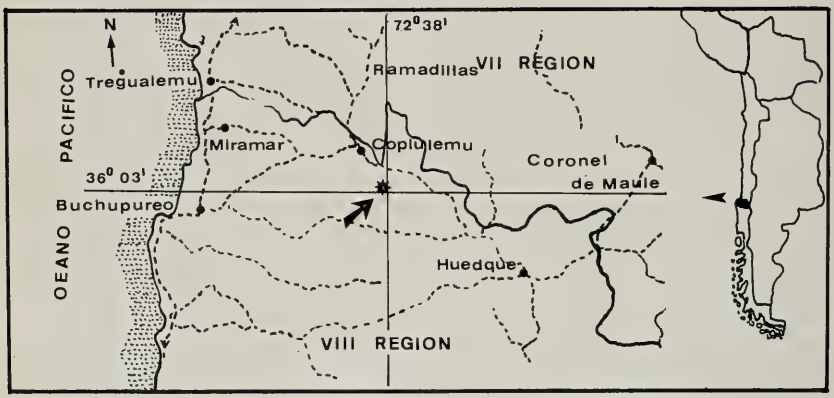


FIG. 1: Ubicación geográfica del hallazgo de las poblaciones de *N. alpina* (P. et E.) Oerst., en el extremo nordoccidental de la Cordillera de la Costa de Chile central.

Cont...**CONTENIDO/CONTENTS**

Comunicaciones breves

Baeza, C.; R. Rodriguez, M. Hoeneisen & T. Stuessy. Consideraciones anatómicas del leño secundario de *Santalum fernandezianum* F. Phil. (Santalaceae), especie extinta del archipiélago de Juan Fernández, Chile 63
Anatomical considerations of the secondary wood of *Santalum fernandezianum* F. Phil. (Santalaceae), an extinct species of the Juan Fernández Islands, Chile

San Martin, J. & U. Doll. Nueva localidad geográfica para "raulí", *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst., Fagaceae, en la Cordillera de la Costa de Chile central 67
New geographic locality for "raulí", *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst., Fagaceae, in the Coast range, Central Chile

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01111 1531

ISSN 0016-5301

GAYANA BOTANICA

VOLUMEN 56 NUMERO 1 1999

CONTENIDO/CONTENTS

Artículo invitado/Invited article

Squeo, F.; N. Olivares, S. Olivares, A. Pollastri, E. Aguirre, R. Aravena, C. Jorquera & J. Ehleringer. Grupos funcionales en arbustos desérticos del norte de Chile, definidos sobre la base de las fuentes de agua utilizadas.....1
Functional groups in north Chilean desert shrub species, based on the water sources used

Artículos/Articles

Cavieres, L. & M.T.K. Arroyo. Detección experimental de compatibilidad genética en la geófita *Pasithea coerulea* (Ruiz et Pavón) D. Don (Liliaceae).....17
Experimental detection of genetic compatibility in the geophyte *Pasithea coerulea* (Ruiz et Pavón) D. Don (Liliaceae)

Fernandez, M.C. & M.S. Vigna. Aspectos taxonómicos y ultraestructurales en *Oscillatoria acuta, O. animalis* y *O. proteus* (Cyanophyta, Hormogonales).....23
Taxonomical and ultraestructural aspects in *Oscillatoria acuta*, *O. animalis* and *O. proteus* (Cyanophyta, Hormogonales)

Arroyo, M.T.K. & A.M. Humaña. Sistema reproductivo de dos especies endémicas del bosque lluvioso del sur de Chile: *Amomyrtus meli* (Phil.) Legr. et Kaus. (Myrtaceae) y *Luzuriaga polyphylla* (Hook.) Macbr. (Philesiaceae).....31
Breeding systems of two endemic rainforest species in Southern Chile: *Amomyrtus meli* (Phil.) Legr. et Kaus. (Myrtaceae) and *Luzuriaga polyphylla* (Hook.) Macbr. (Philesiaceae)

Izaguirre, I. & I. O'Farrell. Fluctuaciones temporales de la clorofila *a* y de la producción primaria fitoplanctónica en una laguna turbia de la llanura de inundación del río Paraná (Argentina) 39
Temporal fluctuation of phytoplanktonic chlorophyll *a* and primary production in a turbid floodplain lake of the river Paraná (Argentina)

Hauenstein, E.; M. Gonzalez, L. Leiva & L. Falcon. Flora de macrófitos y bioindicadores del lago Budi (IX Región, Chile).....53
Macrophytes flora and bioindicators of the Budi lake (IX Región, Chile)

Dirigir correspondencia a:

COMITE DE PUBLICACION
CASILLA 160-C, CONCEPCION
CHILE
E-mail: gayana@udec.cl

EDICIONES UNIVERSIDAD DE CONCEPCION